

Craniogenetische Untersuchungen an Macroscelidea (Butler, 1956) (Mammalia: Afrotheria)

unter Einbeziehung einer computergestützten 3D-Rekonstruktion

Dissertation

Zur Erlangung des akademischen Grades
doctorum rerum naturalium (Dr. rer. nat.)
im Fach Biologie

eingereicht an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
der Humboldt Universität zu Berlin

von
Dipl. Biol. Jan Ihlau

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. Christoph Marksches
Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Prof. Dr. Andreas Hermann

Gutachter: 1. Prof. Dr. Ulrich Zeller
 2. Prof. Dr. Wolfgang Maier
 3. Prof. Dr. Martin S. Fischer

Tag der mündlichen Prüfung: 31.03.2011

Abstrakt

An Hand einer Reihe Ontogenesestadien konnte die Entwicklung ausgewählter Bereiche des Schädels von *Macroscelides proboscideus* dargestellt werden. Die Befunde der Craniogenese vom *Macroscelides proboscideus* wurden mit *Elephantulus spec.*, anderen *Macroscelidea* und *Orycteropus afer* verglichen. In der vorliegenden Arbeit wurden bisher nicht beschriebene Synapomorphien der *Macroscelidea* dargestellt, die einen Beitrag zur Erstellung des Grundmusters dieser Gruppe leisten. Es konnten folgende Befunde erhoben werden: Bei *Macroscelides proboscideus* wurde ein bisher nur bei *Elephantulus brachyrhynchus* und *Elephantulus myurus* beschriebener Knorpel gefunden: diese *Cartilago lateralis* dient bei *Macroscelides proboscideus* als rostraler Ursprung des *Musculus maxillo-labialis ventralis*. Wird dieser Befund für weitere Vertreter der Sengis bestätigt, könnte es sich um eine Autapomorphie der *Macroscelidea* handeln. Ein fehlender *Processus postorbitalis* des Frontale scheint für *Macroscelides proboscideus* abgeleitet zu sein. Das Foramen subopticum, das bei den *Orycteropodidae* fehlt, ist eine Apomorphie der Sengis.

Die eindeutig basale Position der *Macroscelidea* innerhalb des Stammbaums der Afrotheria, die auf wenigen Fossilien gestützte phylogenetische Entwicklung, die bis heute nicht geklärten intrafamiliären Beziehungen innerhalb der *Macroscelididae* und die fehlenden cranialen Apomorphien der Afrotheria lassen viel Raum für weitergehende vergleichende Untersuchungen.

Es wurden histologische Schnittserien digital fotografiert und als Grundlage für eine computergestützte 3D-Rekonstruktion verwendet, so dass ein digitales 3D-Modell eines Stadiums der Sengis für Vergleichszwecke vorliegt.

Schlagworte:

Elefantenspitzmäuse, Craniogenese, *Macroscelidea*, Afrotheria, Stammartmuster, computer gestützte 3D-Rekonstruktion

Abstract

Sengis (formerly known as elephant shrews) represent a monophyletic group within Afrotheria. An ontogenetic study on cranial development was conducted by histological slicing 7 individuals of *Macroscelides proboscideus* and *Elephantulus* spec. Through the development of an computer aided 3D- computer model following aspects could be found: The Cartilago lateralis, a separate cartilage holding the rostral beginning of the Musculus maxillo-labialis ventralis could be described for two species of Sengis and might turn out to be a cranial autapomorphie for Macroscelidea. The in Oryctepodiadae missing Foramen subopticum is present in all Sengis. The basal position of Sengis within Afrotheria and the still missing cranial Apomorphies for the Afrotheria leave much space for further discussions.

Keywords:

Sengis, Craniogenesis, Macroscelidea, Afrotheria, stem species pattern, computer aided 3D-Reconstruction

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Zeller für die freundliche Überlassung des Themas, der großzügigen Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und der konstruktiven Betreuung meiner Arbeit.

Herr Dr. Peter Giere unterstützte den Arbeitsprozess durch fruchtbare Diskussionen und viele Ratschläge. Seine Hinweise und Hilfestellungen waren besonders relevant für diese Arbeit.

Bei den Laborarbeiten stand mir Frau Jutta Zeller immer hilfreich zur Seite. Ohne ihre Hilfe wäre das zu untersuchende Material kaum zu bearbeiten gewesen.

Ganz herzlich möchte ich Dr. Robert Asher danken. Seine Unterstützung half mir über manche Schwierigkeiten hinweg.

Nicht zuletzt gilt mein Dank allen Mitarbeitern des Museum für Naturkunde, die es mir ermöglichten, alle notwendigen Geräte und Materialien zu nutzen und die mir mit Rat und Tat zur Seite standen.

Inhaltsverzeichnis

Abstrakt	I
Abstract.....	II
Danksagung	III
Inhaltsverzeichnis	V
Abkürzungsverzeichnis	VII
1 Einleitung.....	1
1.1 Phylogenetische und palaeontologische Einordnung	4
1.2 Ontogenetische Untersuchungen.....	8
1.3 Morphologische und molekulare Daten	10
1.4 Schnittserien und Rekonstruktion	11
1.5 Zielstellung	12
2 Material und Methoden	13
2.1 Materialverarbeitung.....	16
2.2 Rekonstruktion.....	17
2.3 Identifikation, Homologisierung und anatomische Nomenklatur	19
3 Ergebnisse	21
3.1 Regio ethmoidalis	21
3.1.1 Knorpelige Nasenkapsel.....	22
3.1.2 Tectum nasi	23
3.1.3 Paries nasi	24
3.1.4 Septum nasi.....	25
3.1.5 Lamina cribrosa.....	25
3.1.6 Lamina transversalis anterior et posterior	26
3.1.7 Cartilago paraseptalis	26
3.1.8 Ductus nasolacimalis	27
3.1.9 Jacobsonsches Organ.....	27
3.1.10 Cartilago lateralis	27
3.1.11 Cavum nasi.....	28
3.1.12 Muskeln des Rostralorgans	29
3.2 Regio orbitotemporalis.....	30
3.2.1 Cavum epiptericum und Hirnnerven	30
3.2.2 Alisphenoid	31
3.2.3 Orbitalmosaik.....	32
3.3 Tympanalregion	33
3.3.1 Mittelohrkapsel	34
3.3.2 Entotympanicum	35
3.3.3 Ossicula auditus	36
3.4 Deckknochen.....	36
3.4.1 Nasale.....	37
3.4.2 Praemaxillare.....	37
3.4.3 Maxillare	38
3.4.4 Frontale	38
3.4.5 Lacrimale	39
3.4.6 Parietale.....	40
3.4.7 Dentale	40
3.4.8 Palatinum	40
3.4.9 Arcus zygomaticus	41
3.4.10 Ectotympanicum	42
	V

3.4.11	Interparietale	42
3.5	Arteriell System	43
3.6	Computergestützte 3D-Rekonstruktion	43
4	Diskussion und phylogenetisch-systematische Auswertung der Befunde	45
4.1	Regio ethmoidalis	45
4.1.1	Knorpelige Nasenkapsel	45
4.1.2	Tectum nasi	47
4.1.3	Paries nasi	48
4.1.4	Septum nasi	48
4.1.5	Lamina cribrosa	49
4.1.6	Lamina transversalis anterior et posterior	49
4.1.7	Cartilago paraseptalis	50
4.1.8	Ductus nasolacimalis	50
4.1.9	Jacobsonsches Organ	51
4.1.10	Cartilago lateralis	52
4.1.11	Cavum nasi	53
4.1.12	Muskeln des Rostralorgans	54
4.2	Regio orbitotemporalis	54
4.2.1	Cavum epiptericum und Hirnnerven	55
4.2.2	Alisphenoid	56
4.2.3	Orbitalmosaik	57
4.3	Tympanalregion	59
4.3.1	Mittelohrkapsel	59
4.3.2	Entotympanicum	63
4.3.3	Ossicula auditus	64
4.4	Deckknochen	66
4.4.1	Nasale	66
4.4.2	Praemaxillare	67
4.4.3	Maxillare	68
4.4.4	Frontale	69
4.4.5	Lacrimale	70
4.4.6	Parietale	70
4.4.7	Dentale	71
4.4.8	Palatinum	71
4.4.9	Arcus zygomaticus	72
4.4.10	Ectotympanicum	73
4.4.11	Interparietale	73
4.5	Arteriell System des Kopfes	74
4.6	Rekonstruktionsverfahren	75
5	Zusammenfassung	79
	Bibliographie	83
	Anhang	95
	Abbildungen	97
	Eigenständigkeitserklärung	123

Abkürzungsverzeichnis

acf	Foramen carotis anterior
as	Alisphenoid
bcf	Fissura basicochlearis
boc	Basioccipitale
bp	Processus tympanicus des Basisphenoids
bs	Basisphenoid
c ¹	Dens caninus
cent	Entotympanicum caudales
de	Os dentale
ect	(Ecto)tympanicum
eo	Exoccipitale
eth I - III	Ethmoturbinale
finc	Foramen incisiva
fpmaj	Foramen palatinum majus
fpmin	Foramen palatinum minus
fr	Os frontale
frt I - II	Frontoturbinale
hf	Foramen hypoglossis
i ¹ – i ³	Dentes incisives praemaxillares
i ₁ – i ₃	Dentes incisives dentales
inc	Incus
ipa	Os interparietale
jg	Os jugale
lac	Os lacrimale
m ¹ – m ²	Dentes molares maxillaris
m ₁ – m ₂	Dentes molares dentalis
mal	Malleus
mm	Manubrium mallei
mx	Os maxillare
n	Os nasale
N. I	Nervus olfactorius
N. II	Nervus opticus
N. III	Nervus oculomotorius
N. IV	Nervus trochlearis
N. IX	Nervus glossopharyngeus
N. V	Nervus trigeminus
N. V ₁	Nervus ophthalmicus
N. V ₂	Nervus maxillaris
N. V ₃	Nervus mandibularis
N. VI	Nervus abducens

N. VII	Nervus facialis
N. VIII	Nervus vestibulocochlearis
N. X	Nervus vagus
N. XI	Nervus accessorius
N. XII	Nervus hypoglossus
oc	Condylus occipitalis
os	Orbitosphenoid
p grac	Processus gracilis
p orb	Pars orbitalis
p ¹ – p ⁴	Dentes praemolares maxillaris
p ₁ – p ₄	Dentes praemolares dentalis
pa	Os parietale
pal	Palatinum
pcf	Foramen carotis posterior
pep	Processus ectopterygoideus
pet	Petrosum
plf	Foramen lacerum posterius
pmx	Praemaxilla
pp	Pars palatina
pt	Pterygoid
pz	Processus zygomaticus
smf	Foramen stylomastoideum
so	Supraoccipitale
sq	Squamosum
st	Stapes
sthy	Stylohyale
th	Tympanohyale

1 Einleitung

In der Großgruppensystematik der Mammalia wird heute zwischen 18 traditionell als Ordnungen zusammengefassten Taxa plazentaler (höherer) Säugetiere, sieben Taxa Marsupialia und einem Taxon Monotremen unterschieden (Douady, 2001). Auch wenn viele Großgruppen als gesicherte monophyletische Einheiten gelten (z. B. Primaten), besteht bei der Einordnung vieler Taxa innerhalb ihrer Gruppe noch eine Reihe von Unsicherheiten. Schon lange ist bekannt, dass die phylogenetische Einordnung einiger Taxa, der ehemals unter dem Begriff „Insectivora“¹ zusammengefassten Arten, wichtig für das Verständnis und die weitere Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse aller Säugetiere ist (Butler, 1972). Auch wenn die „Insectivora“ heute nicht mehr als Monophylum gelten können, ist die phylogenetische Einordnung einiger ehemaliger Teilgruppen nicht endgültig geklärt. Die in der Vergangenheit wechselnde Anzahl an Vertretern der „Insectivora“ und die unscharfen Kriterien brachten dieser Gruppe die Bezeichnung „waste basket“ ein (vgl. Butler, 1972; Novacek, 1986). Schon Haeckel (1866) unterteilte sie in die Insectivora-Menotyphla (Dermoptera, Scandentia und Macroscelidea) und die Insectivora-Lipotyphla (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae, Solenodontidae, Tenrecidae sowie Chrysochloridae). Mit molekularen Daten werden neue Hypothesen zu den verwandtschaftlichen Beziehungen der betrachteten Taxa formuliert, die häufig von den mit morphologischen Daten erstellten Stammbäumen abweichen. Auf der Grundlage solcher Befunde wurde die Gruppe der Afrotheria bestimmt (Springer et al., 1997; Stanhope et al., 1998). Die in ihr zusammengefassten Taxa sind zu einem wesentlichen Forschungsschwerpunkt geworden (z.B. Schunke und Zeller, 2010). Befunde molekularer Untersuchungen an mitochondrialen Proteinen (Mouchaty et al., 2000; Arnason und Janke, 2002), am Growth Hormone Receptor Gen (Malia et al., 2002) und die Arbeiten an IRBP, vWF, BRCA 1 (Douady, 2001) scheinen zu belegen die Monophylie der Afrotheria. Maier (2002) führt an, dass diese neuen molekularen Befunde als Arbeitshypothesen eine große Herausforderung für die vergleichend-anatomische Forschung darstellen. Es ist zu überprüfen, inwieweit sich die Ergebnisse beider Forschungsmethoden ergänzen und zu neuen Schlussfolgerungen führen können. Zeller (1999) sieht gerade in einem integrativen Ansatz, also der Kombination aus genetischen Ergebnissen mit morphogenetischen Resultaten, eine wesentliche Grundlage zur Klärung phylogenetischer Fragen. Die Ergebnisse der molekularen Forschung zur Phylogenie

¹ Begriffe, die keine systematischen Beziehungen widerspiegeln, aber der sprachlichen Vereinfachung oder zur Abgrenzung allgemein verwendeter Begriffe dienen, werden in dieser Arbeit in Anführungszeichen gesetzt.

der Säugetiere geben Anlass, bisher als nicht näher verwandt geltende Taxa morphologisch-anatomisch miteinander zu vergleichen. So konnten Mess und Carter (2006) und Carter et al. (2006) unter Berücksichtigung molekular begründeter Stammbäume ein morphologisches Merkmal, den vierlappigen Alantois-Sack, als mögliche Autapomorphie der Afrotheria beschreiben.

Obwohl die phylogenetische Position einiger der damals als „Insectivora“ zusammengefassten Taxa noch nicht endgültig geklärt ist, stellt die Afrotheria-Hypothese die Arbeitsgrundlage der vorliegenden Arbeit. Es wird davon ausgegangen, dass die rezenten Vertreter der Proboscidea, der Sirenia, der Macroscelidea, der Afrosoricida (Chrysochloridea und Tenrecoidea), der Hyracoidea und der Tubulidentata eine gemeinsame Gruppe afrikanischer Herkunft bilden. Diese These scheint die am besten gestützte zu sein (Springer, 2003). Sie bietet die Möglichkeit, bisher erhobene Befunde mit neuen anatomisch-morphologischen Ergebnissen unter bisher wenig berücksichtigten phylogenetischen Gesichtspunkten zu betrachten.

Viele afrikanische Kleinsäuger wurden seit ihrer Entdeckung, so weit das möglich war, mit Vertretern Europas und anderer Kontinente verglichen, entsprechend benannt und klassifiziert. Deshalb sind für Vertreter der Macroscelidea irreführende Trivialnamen, wie zum Beispiel „Elefantenspitzmaus“ und „Rüsselspringer“, erhalten geblieben. Um Verwechslungen vorzubeugen und um eine klare Abgrenzung der hier untersuchten Macroscelidea vorzunehmen, wird in dieser Arbeit der Begriff „Sengis“² als Ersatz für die Trivialnamen dieser Gruppe verwendet (vgl. auch Grafik 1, S. 3).

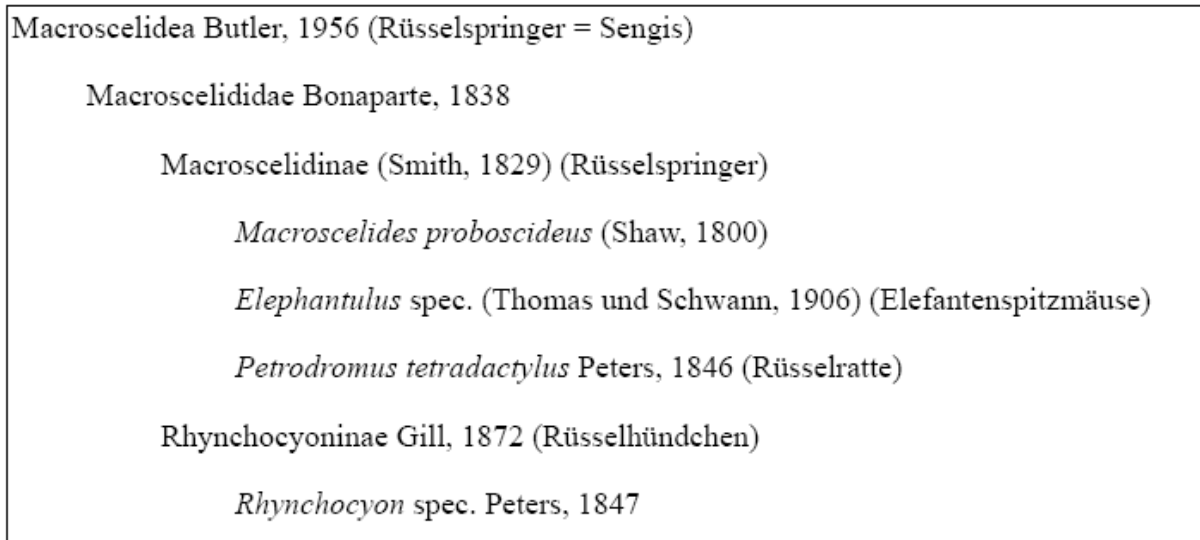
Schon lange existieren Beschreibungen und Abbildungen von Tieren, die wir heute als Macroscelidea kennen. Lichtenstein (1831) präsentiert „*Rhinomys jaculus*“, die sich auf zwei Beinen hüpfend fortbewegen. Nach den Erklärungen und Zeichnungen zu urteilen, entspricht *Rhinomys* wohl *Macroscelides proboscideus*. Auf Grund morphologischer, ethologischer und molekularer Merkmale gilt heute jedoch als gesichert, dass die Macroscelidea nicht zu der Gruppe der „Mäuse“ oder gar „Spitzmäuse“ zählen. Schon Fitzinger (1867) beschreibt die quadrupede Fortbewegung der Macroscelidinae, und Geoffroy Saint-Hilaire (1829) bemerkt wesentliche Unterschiede der Zähne von Macrosceliden im Vergleich zu den „Insectivoren“. Durch Freilandbeobachtungen widerlegten unter anderem Rathbun (1979; 1995) und Sauer (1979; 1995) in neuerer Zeit einige ungesicherte Anekdoten wie z.B. die, dass Sengis sich im Wesentlichen hüpfend fortbewegen. Auch wenn die verhältnismäßig langen Hinterbeine eine

² Nach Rathbun und Kingdon (2006) kann dieser Begriff, der laut Kingdon (1974) Kiswahili ist, sowohl für die Macroscelidea als auch für Macroscelididae verwendet werden.

hüpfende oder springende Fortbewegung vermuten lassen, laufen die Tiere vorwiegend quadruped und springen nur bei Fluchtreaktionen. Viele Beobachtungen zu den Ernährungsgewohnheiten, den Aktivitätszeiten und der Jungtieraufzucht bei den Macroscelidea wurden aus Zuchtkolonien in Zoologischen Gärten, Tierparks und aus privaten Zuchten gewonnen (z. B. Hoesch, 1959; Olbricht, 2006). Zu natürlichen Sozialstrukturen und zur Ökologie sind aber auch bei Feldstudien Befunde erhoben worden (z.B. Rathbun, 1979; Coster und Ribble, 2005; Rathbun und Rathbun, 2006). Sengis legen selbst keinen Bau an, sondern leben entweder unter Sträuchern und Steinen oder unterhalten ein kompliziertes Pfadesystem (Sauer und Sauer, 1971; MacDonald, 2001). Dieses Wegesystem wird regelmäßig von Steinen, Zweigen oder anderen Objekten gesäubert und mit Duftstoffen markiert (Unger, 1999). Selten nutzen sie Höhlen oder den Bau anderer Kleinsäuger. In Einzelfällen wurde beobachtet, dass eine kleine Mulde vom Muttertier gescharrt wird. Die Jungen werden sehr reif, voll behaart und mit offenen Augen meist auf dem Pfadesystem geboren (Sauer, 1973; 1974; Szdzuy und Zeller, 2008). Die Jungtiere bei *Macroscelides proboscideus* bleiben nach der Geburt über mehrere Stunden auf sich allein gestellt, bevor die Mutter zum Säugen zu ihnen zurückkehrt. Nur einige Arten (vor allem innerhalb der Rhynchocyoninae) bauen ein einfaches Nest. Die Habitatpräferenzen unterscheiden sich stark innerhalb der Sengis. Während *Elephantulus spec.* (Rankin, 1965) und *Macroscelides proboscideus* eher offene Landschaften bevorzugen, finden sich die Rhynchocyoninae eher in Waldgebieten (Rathbun, 1995; Coster und Ribble, 2005). Zur Physiologie der Sengis ist wenig bekannt (Perrin, 1995), lediglich ihre Reproduktionsbiologie wurde intensiv untersucht (van de Horst, 1944; 1946; Tripp, 1971; Rosenthal, 1975; Neal, 1995, Olbricht et al., 2006). Kerley (1995) konnte bei *Macroscelides proboscideus* nachweisen, dass 95% der von ihm untersuchten Individuen pflanzliche Nahrung verzehrten und dass dieser Nahrungsanteil bis zu 42% des Volumens der gesamten Nahrung ausmachen kann. Die Untersuchung von Kerley (1995) wird durch Woodall und Mackie (1987) unterstützt, die an Hand der Darmlänge auf eine eher herbivore Ernährungsweise schlossen. Trotz dieser und anderer Ergebnisse besteht jedoch ein Konsens hinsichtlich der insektivoren bzw. omnivoren Lebensweise der Sengis (Unger, 1999; Rathbun und Rathbun, 2006).

Ein Vergleich verschiedener Veröffentlichungen über Macroscelidea zeigt, dass Definitionen, Beschreibungen und Erklärungen häufig nur an Hand einzelner Individuen und ausgewählter Arten vorgenommen wurden (Evans, 1942; Lindahl, 1946). So verallgemeinerte man exemplarische Beschreibungen z. B. von *Petrodromus tetradactylus* oder *Rhynchocyon spec.* für alle Sengis (Bugge, 1972). Einerseits wurden dabei die damals gültigen phylogenetischen Zuordnungen der untersuchten Tiere als Tatsache hingenommen und eventuell nicht kritisch

genug betrachtet (so kam es aus heutiger Sicht zur Fehlinterpretation von Ergebnissen und somit zu falschen Schlussfolgerungen), andererseits wurden Untersuchungsergebnisse ohne Berücksichtigung des Entwicklungsstadiums der einzelnen Tiere zur Extrapolation auf alle Macroscelidea verwendet (z. B. Muller, 1934; Brown, 1963). Es liegen heute viele Beschreibungen ontogenetischer Entwicklungen und morphologisch-anatomischer Strukturen der Sengis vor, die in der Mehrzahl neu interpretiert und bewertet werden müssen. Gerade die Rekonstruktion des Stammmartmusters und die daraus resultierende Einordnung der Macroscelidea im Stammbaum der Afrotheria gibt wesentliche Hinweise auf die phylogenetische Platzierung der Afrotheria innerhalb der Säugetiere.



Grafik 1: Übersicht über die Systematik der Sengis, (in Klammern stehen die deutschen Bezeichnungen)

1.1 Phylogenetische und palaeontologische Einordnung

Es existieren einige wissenschaftliche Veröffentlichungen, die interordinale Beziehungen der Eutheria beschreiben. Hervorzuheben sind in diesem Zusammenhang die Arbeiten von Novacek (1992), Shoshani & McKenna (1998), Douady (2001) und Matthes (1921, 1923). Obwohl einige interordinale Beziehungen nicht völlig geklärt werden konnten, spiegeln die Arbeiten eine der derzeitigen Auffassungen über die phylogenetischen Verhältnisse der Eutheria wider. Die Macroscelidea sind durch eine Reihe vorwiegend abgeleiteter morphologischer Merkmale klar gekennzeichnet. Diese Gruppe lässt sich durch mehrere Synapomorphien (Extremitätenmerkmale, Merkmale der Sakralwirbel aber auch Palatinum- und Zahnmerkmale) gut von anderen afrikanischen Kleinsäugetern abgrenzen und begründen (Novacek, 1984). Der außergewöhnlich komplexe Aufbau ihrer knöchernen Gehörkapsel (im Besonderen bei *Macroscelides proboscideus*) gehört ebenso dazu, wie das weit dorsal der Kauebene der Molaren liegen-

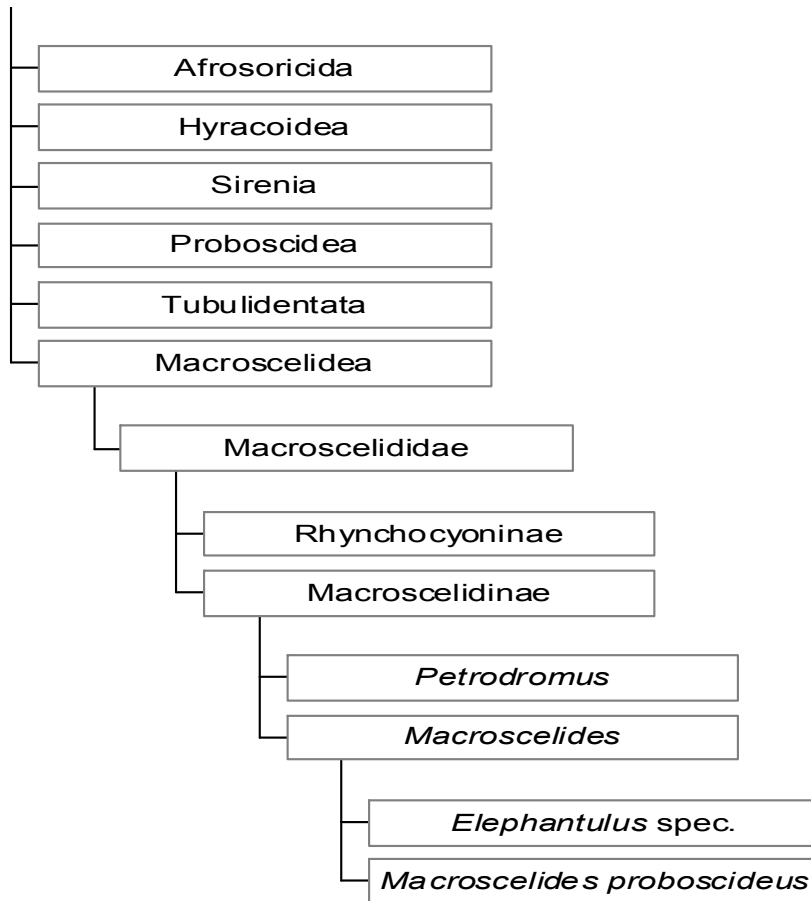
de Kiefergelenk. Außerdem verweisen Westheide und Rieger (2004) auf die große Orbita ohne geschlossene Postorbitalspange und den kleinen häkchenförmigen Coronoidfortsatz des Unterkiefers.

Innerhalb der Macroscelidea gibt es ein einziges monophyletisches Taxon, die Macroscelididae, mit zwei rezenten Untertaxa (Macroscelidinae und Rhynchocyoninae), in denen 15 rezente Arten (siehe Tab. 1, S. 9) beschrieben sind (Corbet und Hanks, 1968; Nicoll und Rathbun, 1990; Schlitter, 2005). Die Schwierigkeiten beim Auflösen der Polytomien innerhalb des Stammbaums der Macroscelidea scheinen ihre Ursache in der sehr schnellen Diversifikation der Säugetiere zu haben (Matson, 1997; Douady, 2001). Da die phylogenetische Stellung einiger Gruppen innerhalb der Macroscelidea bis heute nicht zufriedenstellend geklärt werden kann (Wenhold und Robinson, 1987; Tolliver et al., 1989; Novacek, 1992) und durch Douady (2001) die Monophylie von *Elephantulus* angezweifelt wird, äußern sich einige Autoren gegenwärtig kritisch gegenüber dem von Corbet und Hanks (1968) aufgestellten Stammbaum der Macroscelidea.

Unter anderem wurde aus der insektivoren Lebensweise der Macroscelidea auf ihre Zugehörigkeit zu den „Insektenfressern“ geschlossen. Es ist jedoch nachweisbar, dass die Gruppe der „Insectivora“, nicht mehr als taxonomische Einheit gelten kann (z. B. Springer et al., 1997; Giere, 2002; Asher, 2005). Fitzinger (1867) fasste die Macroscelidea zu einer eigenständigen Gruppe („Rohrrüssler“, „Macroscelis“) innerhalb der „Insectivora“ zusammen, die aber erst von Butler (1956) als Taxon aus der Gruppe der „Insectivora“ heraus gestellt wurde. Die Macroscelidea wurden durch Springer et al. (1997) in die übergeordnete Gruppe der Afrotheria eingeordnet, unter anderem wegen des endemischen Auftretens der Sengis in Afrika. Die Macroscelidea differenzierten sich nach Stanhope et al. (1998) als basale Abzweigung innerhalb der Afrotheria. Neben paläontologischen Entdeckungen (Simons et al., 1991; Helgen, 2003) belegen auch die Aminosäuresequenzanalysen von de Jong et al. (1993) diese Zuordnung. Durch Synapomorphien wird das Schwestergruppenverhältnis der Glires (Rodentia und Lagomorpha) und der Macroscelidea begründet (Szalay und McKenna, 1971; Novacek, 1986). An Hand morphologischer Merkmale wurden die Macroscelidea mit den Glires und deren ausgestorbener Verwandten zu den Anagalida zusammengefasst (Szalay und McKenna, 1971). Molekulare Untersuchungen zeigen widersprüchliche Ergebnisse bezüglich möglicher Adelphotaxa innerhalb der Afrotheria (z. B. Liu und Miyamoto, 1999; Springer et al., 1999). Im Vergleich mit möglichen Adelphotaxa sollen in der vorliegenden Arbeit die durch molekulare Methoden festgestellten phylogenetischen Beziehungen der Afrotheria mit morphologischen Merkmalen, die an den Sengis erhoben wurden, unterstützt werden.

Laut Benton (2001) und Mouchaty et al. (2000) sind auf Grund des kurzen Zeitraums, der für die Evolution der Säugetiere angenommen wird, nur wenige morphologische Synapomorphien der Säugetiergruppen zu erwarten. Eine von ihnen ist das verlängerte Rostrum, das Maier (2002) als typisch für „ursprüngliche Säugetiere“ beschreibt, in die demzufolge auch die Sengis einzuordnen sind.

Die Unterscheidung der Rhynchocyoninae von den Macroscelidinae ist unproblematisch. Unter dem Begriff „Rüsselhündchen“ (*Rhynchocyon spec.*) werden die größten aller Sengis zusammengefasst. Dieser Gruppe gehören gleichzeitig die Arten mit der geringsten Verbreitung an (Corbet, 1971; Fitzgibbon, 1995). Innerhalb der Macroscelidinae gilt die Abgrenzung der monotypischen Taxa *Petrodromus tetradactylus* und *Macroscelides proboscideus* von allen anderen Arten als sicher. *Petrodromus tetradactylus* zeichnet sich durch das Fehlen des Hallux aus, so dass diese Art klar von den restlichen Sengis abgrenzbar ist. *Macroscelides proboscideus* ist eindeutig durch die stark vergrößerten Mittelohrkapseln gekennzeichnet. Die Differenzierung der zehn *Elephantulus*-Arten (Corbet, 1995) ist bis heute nicht zufrieden stellend gelöst. Erste Vertreter der Macroscelidea sind aus dem frühen Oligozän (Fayum, Ägypten) bekannt. Rezente Macroscelidea wurden zum ersten Mal von Broom (1938) aus Ablagerungen des Pleistozäns in Südafrika beschrieben. Patterson (1965) korrigierte die Taxonomie einiger paläontologischer Funde. Er ordnete das Taxon Mixodectidae, das heute als *Metoldobotes spec.* bekannt ist, die Spezies *Metoldobotes stromeri* Schlosser, 1910, das Taxon *Myohyrax* Andrews 1914 und *Palaeothentoides* Stromer, 1932 den Macroscelidea zu. Zusätzlich liegen aus dem frühen Eozän einzelne dentale Befunde für *Chambius kasserinensis* (Hartenberger, 1986) und *Herodotius pattersoni* (Simons et al., 1991) vor, die als ausgestorbene Vorgänger der modernen Macrosceliden gelten (Butler, 1995). Simons et al. (1991) belegen an dentalen Merkmalen, dass *Herodotius*, *Chambius* und *Metoldobotes* die Übergangsformen zwischen den heutigen, den extinkten Macrosceliden und den Condylarthra sind.



Grafik 2: Stammbaum der rezenten Afrotheria (adaptiert nach Douady, 2001)

Archibald (2001) beruft sich auf Butler (1956), als er feststellt, dass die Macroscelidea etwa zeitgleich mit allen anderen Plazentaliern entstanden sind. Eine auf molekulare Untersuchungen gestützte Zeitskala der Entwicklung der Macroscelidea präsentieren Springer et al. (2003). Hierin datieren sie die Abspaltung der Macrosceliden von den Afrosoriciden vor der K/T-Grenze mit etwa 73 Mio. Jahren. Die Diversifikation der Macroscelidea jedoch erfolgte erst vor rund 20 Millionen Jahren. Ein ähnliches Bild zeichnet Novacek (1984), der die Vielfalt rezenter Sengis auf Diversitätseignisse während des Miozäns (etwa 10 – 20 Millionen Jahre) zurückführt. Erste fossile Vertreter von *Macroscelides proboscideus* wurden in ca. 3 Mio. Jahre alten Ablagerungen in Makapansgat (Südafrika) gefunden (Butler, 1995). Damit ist eine lückenlose Entwicklungsgeschichte der Macroscelidea seit dem Eozän nachgewiesen.

1.2 Ontogenetische Untersuchungen

Individualentwicklung und Wachstum sind räumlich und zeitlich definierte Vorgänge. Die Untersuchung eines Individuums stellt immer nur einen Ausschnitt aus einem kontinuierlichen Prozess dar und kann damit nur exemplarisch für diesen speziellen Entwicklungszustand betrachtet werden. Verwendet man jedoch unterschiedlich alte Individuen, kann man diesen Prozess in seiner Abfolge erkennen (Maier, 1993). Verschiedene ontogenetische Stadien erlauben es, die Entwicklung und Ossifikation des Schädels deutlich darzustellen und Besonderheiten zu erfassen. Die vorliegenden Untersuchungen wurden an Individuen unterschiedlichen Alters von *Macroscelides proboscideus* vorgenommen. Bisher liegen von den *Macroscelidinae* nur Beschreibungen von Embryonen mit nicht bestimmtem Entwicklungszustand (z. B. Broom, 1902) oder von sehr jungen Embryonen (du Toit, 1942; van der Horst, 1942) vor. Daher scheint es notwendig, auch ältere Entwicklungsstadien einzubeziehen.

Der Kopf ist bei allen Wirbeltieren ein charakteristisches und komplexes Organsystem. Die hier angeordneten Knochenstrukturen, die Sinnesorgane, die Hirnnerven und das Gehirn weisen in der ontogenetischen Entwicklung jeder Spezies typische Charakteristika auf. Vergleichsuntersuchungen der Morphologie des Kopfes und seiner Organsysteme dienen seit langem der Differenzierung und phylogenetischen Einordnung von Säugetieren (Starck, 1975).

Erst durch die Plattenmodelliermethode von Born (1883) wurden die methodischen Voraussetzungen für eine systematische Analyse und für die Erforschung der Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts verschiedener Stadien gegeben. Immer noch sind Einzelstrukturen an Schädeln von Säugetieren bezüglich der Phylogenie unzureichend geklärt. Mit der vorliegenden Arbeit soll auf der Grundlage morphologisch-anatomischer Befunde des Kopfes verschiedener Ontogenesestadien der *Macroscelidea* ein Beitrag zur Lösung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Gruppe geleistet werden. Es wurden ausschließlich nichtdentale Merkmale untersucht. Das geschah aus zwei Gründen:

- Die Zahneigenschaften einiger Säugetiere, welche zum Vergleich herangezogen werden könnten, fehlen (z. B. Fossilien) oder sind zu einzigartig (*Orycteropus afer*), als dass sie auswertbar wären.
- Zahnmerkmale wurden bereits in verschiedenen Publikationen intensiv untersucht (z. B. Shoshani, 1986; Butler, 1995), so dass keine weitere Forschungsarbeit in dieser Richtung notwendig erscheint.

Die Vielfalt der Merkmale des Kopfes birgt die Notwendigkeit, sich auf einige Regionen und Merkmale zu konzentrieren. Von einzelnen Vertretern der Macroscelidea liegen bereits detaillierte Beschreibungen der Ohrregion (van der Klaauw, 1929; Findlay, 1943; MacPhee, 1981), der Nasalregion (z. B. du Toit, 1942; Roux, 1947; Kratzing, 1988) und des Jacobsonschen Organs (Broom, 1902; Wöhrmann-Repenning, 1984) vor. Van der Klaauw (1931) stellt fest, dass die Tympanalregion in der vergleichenden Anatomie wesentliche Indizien für die phylogenetische Einordnung der Gruppen liefert. Starck (1995) bemerkt, dass das Nasenskelett in der Ontogenese relativ spät Ausbau- und Differenzierungsprozesse erfährt, so dass gerade in dieser Region wesentliche postnatale Veränderungen auftreten. Deshalb steht im Vordergrund der vorliegenden Arbeit die Untersuchung sowohl embryonaler als auch postnataler Schädelpräparate von *Macroscelides proboscideus*, wobei die Nasal- und die Oticalregion besondere Beachtung finden.

Tab. 1: Übersicht über Bezeichnungen der Arten innerhalb der Macroscelidea (Sengis); Buchstaben in Klammern kennzeichnen alternative Schreibweisen

wissenschaftlicher Name	deutscher Namen	englische Namen	(lokale bzw. triviale) Alternativen
<i>Macroscelides proboscideus</i>	Kurzoehr-elefantenspitzmaus	Short-eared E. Shrew, Cape Jumping Shrew	Rüsselspringer, Swartoor-Skeerbekmuis
<i>Elephantulus myurus</i>	Klippen-elefantenspitzmaus	Eastern rock E. Shrew, Transvaal or South African longeared E. Shrew	
<i>Elephantulus intufi</i>	Trockenland oder Buschfeld Elefantenspitzmaus	Bushveld or Pale E. Shrew	Geel skeerbekmuis, Dundu
<i>Elephantulus rozeti</i>	Nordafrikanische Elefantenspitzmaus	North African E. Shrew	
<i>Elephantulus brachyrhynchus</i>	Kurznasen- oder Kurzrüssel-elefantenspitzmaus	Short-nosed E. Shrew	Koortbekklaasmuis
<i>Elephantulus rufescens</i>	Rote o. Rotbraune Elefantenspitzmaus	Spectacled E. Shrew, Long-eared or ruf(u)ous or East African E. Shrew	Sange mdogo, Ayole ngayolei, Mbulu
<i>Elephantulus rupestris</i>	Felsen-elefantenspitzmaus	Western Rock E. Shrew, Smith's Rock E. Shrew	Klipklaasmuis
<i>Elephantulus edwardi</i>	Kap-elefantenspitzmaus	Cape Elephant Shrew	
<i>Elephantulus fuscus</i>	Dunkle Elefantenspitzmaus	Dusky Elephant Shrew	Zambesi E. Shrew

<i>Elephantulus fuscipes</i>	Dunkelfuß-elefantenspitzmaus	Dusky-footed E. Shrew	Uganda(n) E. Shrew, Kortneus-klaasmuis
<i>Elephantulus revoili</i>	Somali Elefanten-spitzmaus	Somali(a) E. Shrew	
<i>Rhynchocyon petersi</i>	Rotschulter-rüsselhündchen	Black and Red E. Shrew, Black and Ruf(u)ous E. Shrew	
<i>Rhynchocyon chrysopygus</i>	Goldenes, Goldrü-cken-, oder Goldsteiß-Rüsselhündchen	Yellowrumped E. Shrew, Goldenrumped E. Shrew	Mutau
<i>Rhynchocyon cirnei</i>	Geflecktes Rüsselhündchen	Giant E. Shrew, Checkered or Che-quered E. Shrew	Njule, Fugu, Zagari, Koni, Ngombo, Kasonde, Songi, Kabegwe
<i>Petrodromus tetradactylus</i>	Vier-Zehen-Rüsselratte	Four-toed E. Shrew	Bosklaasneus, Isanje, Mudo-ro, Nyenge, Dongi, Sangi, Ssanga, Mwonungu omballa

1.3 Morphologische und molekulare Daten

Die Afrotheria-Hypothese stützt sich bis heute hauptsächlich auf molekulare Untersuchungen. Die Bedeutung dieser Ergebnisse zeigt sich unter anderem an folgenden Resultaten (Douady, 2001):

- Die südliche Hemisphäre war der Ausgangspunkt der globalen Besiedlung durch die Säugetiere.
- Trotz des gemeinsamen Ursprungs bestehen klare molekulare Unterschiede zwischen den Säugern der südlichen und nördlichen Hemisphäre.

Es wird von einigen Autoren vermutet, dass sich die Phylogenese der Afrotheria und somit auch die der Sengis nur auf der Grundlage molekularer Befunde klären lässt. Seiffert (2002) formuliert diesen Gedanken folgendermaßen: „Phylogenetic studies conducted over the last decade have left it clear that the solution to these biogeographic puzzles probably lay not so clearly in available details of bony anatomy or tooth structure, but rather in patterns of variation in nucleotide sequences“. Viele der vorgeschlagenen Gruppierungen widersprechen jedoch anatomisch-morphologischen Befunden. Die schleppenden Fortschritte bei der Aufstellung eines weitgehend universellen Säugetierstammbaums mit Hilfe der Molekularbiologie (Madsen et al., 1997) wird von einigen Autoren mit unzureichenden und unvollständigen Da-

ten begründet (Novacek, 1992). Zudem überfordern die Vielzahl notwendiger mathematischer Berechnungen sowie die enorme Fülle an molekularen Daten die derzeit vorhandene Rechenkapazität. Deshalb werden entweder nur die molekularen Daten exemplarischer Vertreter phylogenetischer Gruppen bearbeitet, oder es werden verschiedene molekulare Daten (z. B. der DNA oder mitochondriale Sequenzen etc.) in einem engen phylogenetischen Bereich miteinander verglichen. Obwohl sich das Interesse vieler Autoren zunehmend den molekularen Untersuchungsmethoden zuwendet, ist man in der biologischen Forschung weiterhin auf herkömmliche Methoden der Befunderhebung angewiesen. Dieses wird besonders klar, wenn man bedenkt, welche Bedeutung paläontologischen Funden für das Erkennen phylogenetischer Zusammenhänge bis heute zukommt (Novacek, 1992).

Es wird davon ausgegangen, dass Ergebnisse molekularer Untersuchungen zwar eine wichtige Basis für neue Gesichtspunkte bezüglich der Phylogenese darstellen, sie aber nur in Verbindung mit Befunden konventioneller Untersuchungsmethoden zu zuverlässigen Aussagen führen. Um einen Beitrag zur Frage der phylogenetischen Stellung der Macroscelidea innerhalb der Eutheria zu liefern, werden hier ausschließlich anatomisch-morphologische Methoden angewendet.

1.4 Schnittserien und Rekonstruktion

Bei der Untersuchung histologischer Schnittserien ist es immer wieder schwierig, sich eine genaue Vorstellung von der Topographie der Einzelstrukturen im gesamten anatomischen Präparat zu machen. Dieses gilt besonders für die komplizierte Anatomie des Kopfes. Born (1883) fertigte aus Schnittserien dreidimensionale Modelle an und konnte damit sehr genau die Topographie von Strukturen wie Knorpeln, Knochen und Muskeln darstellen. Das ist auch für eine differenzierte Interpretation von Fossilfunden bedeutungsvoll (Maier, 2002). Diese immer noch unentbehrliche Untersuchungsmethode wurde im Laufe der Zeit perfektioniert und durch weitere Verfahren ergänzt (z. B. Fleischer, 1973). Inzwischen gibt es neben dieser und anderen Formen der Modellierung die Möglichkeit mit Hilfe eines Computers virtuelle dreidimensionale Modelle darzustellen. In der Humanmedizin haben sich 3D-Darstellungen der menschlichen Anatomie für diagnostische Zwecke mit Hilfe der Computertomographie, der Magnet-Resonanz-Tomographie und anderer Methoden durchgesetzt. Die Anwendung dieser Methoden auf andere Wirbeltiere ist bisher jedoch ebenso wenig verbreitet, wie die Kombination herkömmlicher histologischer Arbeitsverfahren mit moderner Computertechnik zur Erstellung und Bearbeitung dreidimensionaler Modelle. Bisher wurden die Vorteile der Computertechnologie und die damit verbundene Möglichkeit ein zu untersuchendes Objekt

aus den vorliegenden Schnittserien zu rekonstruieren, für die biologische Forschung an Mammalia wenig genutzt. Spezielle Software und Hardware für wissenschaftlich-biologische Anwendungen wurden bis heute kaum entwickelt. Es besteht aber die Möglichkeit, auf für die Medizin entwickelte Software zurückzugreifen.

Ein Ziel dieser Dissertation ist es, eine möglichst vollständige Darstellung des Kopfes eines Entwicklungsstadiums von *Macroscelides proboscideus* anzufertigen. Durch die Benennung und Homologisierung (vgl. Abschnitt 2.4.) einzelner Elemente des Kopfes während der Erarbeitung des Modells und durch die Kombination mit vorhandenen Abbildungen soll ein umfassenderes Bild der morphologischen Gegebenheiten der Sengis erstellt werden. Darauf aufbauend soll eine Diskussion um die Stellung der Macroscelidea stattfinden, um einerseits die Position der Sengis innerhalb der Eutheria näher zu bestimmen und andererseits die Afrotheria-Hypothese zu prüfen.

1.5 Zielstellung

Mit dieser Arbeit soll ein Beitrag zur Erstellung des Grundmusters der Macroscelidea geleistet werden, da das Stammmartmuster die Voraussetzung für die phylogenetische Einordnung der Macroscelidea und ihrer supraordinalen Beziehungen ist. Erst die Rekonstruktion des Stem species pattern und die daraus resultierende Einordnung der Macroscelidea im Stammbaum der Afrotheria gibt wesentliche Hinweise auf die phylogenetische Platzierung der Afrotheria innerhalb der Säugetiere. Bis heute nehmen vergleichende Untersuchungen des Kopfes und seiner Organsysteme eine zentrale Stellung bei der phylogenetischen Einordnung von Säugetieren ein. Aus diesem Grund wird in der vorliegenden Arbeit diese Region sowohl in ihrer embryonalen als auch ihrer postnatalen Entwicklung mit anatomisch-morphologischen Methoden untersucht. Zudem besteht das Ziel eine detaillierte computergestützte 3D-Rekonstruktion eines Kopfes der untersuchten Macroscelidinae vorzunehmen. Das dafür verwendete Computertprogramm ist bisher zur Darstellung von Säugetierschädeln dieser Größenordnung nicht verwendet worden.

2 Material und Methoden

Als Untersuchungsobjekte dienten histologische Schnittserien und Schädel verschiedener Vertreter der Macroscelidea. Alle bearbeiteten Ontogenesestadien von *Macroscelides proboscideus* stammen entweder aus der Sammlung oder aus der Kleinsäuger-Zucht des Museums für Naturkunde Berlin. Die Tiere waren in 70 %-igem Ethanol konserviert. Alle aus Züchtungen stammenden Individuen wurden nach ihrem natürlichen Tod für diese Untersuchung verwendet. Zusätzlich wurden mazerierte Schädel aus der Sammlung des Museums für Naturkunde für makroskopische Untersuchungen genutzt (Tab. 4, S. 15).

Der Zeitpunkt der Befruchtung der in Dauerverpaarung lebenden Zuchttiere konnte nicht bestimmt werden. Das Alter der verwendeten Embryonen ließ sich daher nicht genau bestimmen. Laut van der Klaauw (1929) kann eine ungefähre Altersbestimmung von Embryonen an äußerlichen Merkmalen vorgenommen werden. Deshalb wurden als Kriterien für die Bestimmung des individuellen Entwicklungszustandes die Scheitel-Steiß-Länge (SSL) und die Kopflänge (KL) herangezogen. Weitere von ihm beschriebene Entwicklungsmerkmale (der Entwicklungszustand des Entotympanicums, der Ohrknöchelchen oder auch der Grad der Ossifikation des Perioticums) wurden hier nicht berücksichtigt, da zwischen den untersuchten Embryonen ein sehr großer Entwicklungsunterschied besteht. Das Alter von neonaten und subadulten Tieren wird in Tagen nach der Geburt (dpn) angegeben. Eine Übersicht über die Arten und den Entwicklungszustand der verwendeten Individuen zeigen die Tabellen 2 und 3 (S. 14).

Tab. 2: Histologische Schnittserien von *Macroscelides proboscideus*, die für die vorliegende Arbeit angefertigt wurden.

Nr.	Art	Stadium	Bezeichnung ⁽¹⁾	SSL/ KL [mm] ⁽²⁾	Herkunft ⁽³⁾	Fundort/Funddatum	Fixierung ⁽⁴⁾	Einbettung	Färbung ⁽⁵⁾	Schnittdicke (µm)
1	<i>Macroscelides proboscideus</i>	Embryo (1/3 der Tragzeit)	B442.1	18,5 mm SSL	Biota	Koeroegabvlakte 21.09.03	Formol	Paraffin	HE	10
2	<i>Macroscelides proboscideus</i>	Embryo (2. Hälfte der Tragzeit)	B210	30,5 mm SSL	Biota	Richtersveld 16.10.01	Formol	Paraffin	HE	12
3	<i>Macroscelides proboscideus</i>	2 dpn	Z19	19,5 mm KL	Zucht	Berlin	Bouin	Paraffin	HE	10
4	<i>Macroscelides proboscideus</i>	Adult	Z6	40,8 mm KL	Zucht	Berlin	Bouin	Celloidin	Azan	30

Tab. 3: Histologische Schnittserien von *Elephantulus spec.* und *Loxodonta africana*, die für die vorliegende Arbeit verwendet wurden.

Nr.	Art	Stadium	Bezeichnung	SSL/ KL [mm] ⁽²⁾	Herkunft ⁽³⁾	Fixierung ⁽⁴⁾	Einbettung	Färbung ⁽⁵⁾	Schnittdicke (µm)
6	<i>Elephantulus myurus</i> ⁽⁶⁾	Embryo		24 mm SSL			Paraffin	Azan	10
7	<i>Elephantulus intufi</i>	Embryo	B467	6,6 mm SSL	Biota (Omatoko; 4.10.03)	Formol	Paraffin	HE	10
8	<i>Loxodonta africana</i>	Embryo	129 – 133	unbekannt	Embryol. Sammlung, (Bolk – Sammlung Nr. B)			Borax-karmin	25
9	<i>Elephantulus rozeti</i>	Unbekannt	29913/4A	9,5 mm SSL	Embryol. Sammlung, (Hubrecht – Sammlung)	Bouin		Azan	6
10	<i>Elephantulus rozeti</i>	Unbekannt	29914/17A	6 mm SSL	Embryol. Sammlung, (Hubrecht – Sammlung)	Bouin		Azan	6

(1) Bei Tier Nr. 1 wurde von den vorhandenen Zwillingen, des während des BIOTA-Projekts gefangenen trächtigen Weibchens nur ein Jungtier bearbeitet; (2)SSL: Scheitel-Steiß-Länge; KL: Kopflänge; (3) nähere Erklärungen zur Herkunft siehe Abschnitt 2.1.; (4) Als Fixationsmedium wurde eine gepufferte 4 %ige Formalinlösung verwendet, Bouin wurde gemischt aus 15 Teilen gesättigter Pikrinsäure und 5 Teilen 37 % Formaldehyd. Kurz vor der Verwendung wurde 1 Teil Eisessig hinzugefügt; (5) HE = Hämalaun und Eosin; Azan nach Heidenhain = Azokarmin und Anillinblau-Orange; (6) Zur Verfügung gestellt als digitalisierte Schnittserie durch Robert Asher.

Tab. 4. Für diese Untersuchung herangezogene mazerierte Osteocranien aus der Sammlung des Museums für Naturkunde

Sammlungsnummer ⁽¹⁾	Art
ZMB 84901, ZMB 20021	<i>Rhynchocyon petersi</i>
ZMB 39336, ZMB 84706, ZMB 20328	<i>Orycteropus afer</i>
ZMB 84881, ZMB 84875, ZMB 84864, ZMB 51092	<i>Petrodromus tetradactylus</i>
ZMB 13743, ZMB 6520, ZMB 80052	<i>Elephantulus rozeti</i>
ZMB 80069	<i>Elephantulus revoili</i>
ZMB 84904, ZMB 80082	<i>Elephantulus myurus</i>
ZMB 84905, ZMB 503, ZMB 509, ZMB 510, ZMB 512, ZMB 514, ZMB 527, ZMB 84905, ZMB 84906, ZMB 80071, ZMB 80072	<i>Elephantulus intufi</i>
ZMB 75300	<i>Elephantulus rufescens</i>
ZMB 80033, Z19, Z6	<i>Macroscelides proboscideus</i>
ZMB 33147	<i>Elephantulus rupestris</i>

⁽¹⁾ ZMB: vormalig: Zoologisches Museum Berlin, heute: Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin; Z19 und Z6 stammen aus der Zucht von Prof. Zeller

2.1 Materialverarbeitung

Neben Schnittserien, die von anderen Institutionen ausgeliehen wurden (vgl. Tab. 3, S. 14), sind für die vorliegende Studie eigene histologische Schnittserien hergestellt worden. Individuen, die aus der Zucht des Museums stammen, wurden entweder in Bouin (Nr. 3, Nr. 4) oder Formaldehyd (Nr. 1, Nr. 2) fixiert und in 70 %-igem Ethanol für die weitere Verwendung gelagert. Zur Aufarbeitung wurde jeweils der Kopf vom Rumpf getrennt, so dass Frontalschnitte angefertigt werden konnten. Nur der Embryo Nr. 7 ist nicht dekapitiert sondern insgesamt transversal zur Körperlängsachse aufgearbeitet worden.

Alle Köpfe mit einer Mindestlänge von 15 mm mussten vor der Anfertigung der Schnittpräparate dekalzifiziert werden. Dazu lagern sie für 6 Tage in 7 %-iger Salpetersäure. Anschließend wurde das Material gewässert, in Natriumsulfat gewaschen und in 70 %-igem Ethanol aufbewahrt.

Köpfe bis zu einer maximalen Länge von 40 mm wurden in Paraffin eingebettet. Für die histologischen Schnittserien der Paraffinpräparate wurde ein Schlitten-Mikrotom (Leica SM 2000R, Feather Microtome Blades S35) verwendet. Die Schnittdicken lagen zwischen 8 µm und 12 µm (vgl. Tabelle 2, S. 15). Mit Eiweißglycerin wurden die Schnitte auf Objektträgern fixiert und auf einer Wärmeplatte bei 40° C gestreckt. Jeder zweite Schnitt wurde einer Teilsérie zugeordnet, so dass jeweils eine A- und eine B-Serie vorliegen. Nur die Schnitte der A-Serien erfuhren eine Weiterbehandlung, während die B-Serien als Referenz und für weitere Untersuchung unbearbeitet erhalten blieben. A-Serien-Schnitte wurden in Xylol und einer aufsteigenden Alkoholreihe entparaffiniert. Die Färbung mit Hämalaun (nach Harris, 1900) und die Gegenfärbung mit einer 0,1 % wässrigen Eosinlösung (HE-Färbung) erlaubt eine Unterscheidung von Knochen, Knorpeln und Weichgewebe (nach Romeis, 1948).

Der Kopf mit der Länge von 40,9 mm (Nr. 4) wurde in Celloidin eingebettet (Schnelleinbettung nach Jaworski und Eckmiller, 1981). Dazu wurden sie in einer aufsteigenden Alkoholreihe vollständig entwässert, um dann in einer bis zu 14 % aufsteigenden Celloidin-Reihe (bei 40° C im Wärmeschränk) eingebettet zu werden. Die Eindickung des Celloidin fand bei 35° C und Unterdruck in einem wasserfreien (CaCl₂-Granulat und konz. Schwefelsäure) Exsikkator statt. Danach wurde das Celloidin in einer Chloroformatmosphäre gehärtet und das Objekt in 70 %-igem Ethanol aufbewahrt, um später wie oben beschrieben weiterverarbeitet zu werden.

Von einem Individuum (Nr. 8) ist ein Aufhellungspräparat angefertigt worden. Nach der Entwässerung des Präparats in einer aufsteigenden Alkoholreihe wurde das Individuum für 36 Stunden in eine Färbelösung zur Knorpelfärbung (EtOH: Eisessig: Alcianblau8GX = 16:4:3) gelegt. Zum Auswaschen der Färbelösung befand sich das Material für bis zu 2 Tage in Isopropanol (100 %). Nach der Wässerung in einer absteigenden Alkoholreihe wurde das Präparat innerhalb einer Woche in 60 %-iger Boraxlösung (Di-Natriumtetraborat) und 0,5 g Trypsin (kollagenasefrei) von den Muskelproteinen befreit. Erst jetzt konnte mit der Knochenfärbung begonnen werden. Dazu wurden 10 mg Alizarin S in 100 ml 0,5 %-ige KOH-Lösung gegeben und das zu präparierende Objekt für maximal 20 Stunden in dieser Lösung belassen. Zum Differenzieren und Auswaschen diente eine Lösung die zu 20 % Glycerin und 80 % KOH bestand. Das Präparat wurde anschließend in 40 %-igem und 70 %-igem Glycerin jeweils für 24 Stunden gewaschen. Danach wurde das Objekt in 85 %-igem Glycerin, dem als Fungizid einige Thymolkristalle zugesetzt waren, aufbewahrt.

Die gefärbten Präparate wurden entweder unter einem Zeiss-Binokular (KF2) bei einer 12,5fachen Vergrößerung oder einem Zeiss-Mikroskop (maximale Vergrößerung 60fach) im Durchlicht mit einer digitalen Kamera (ProgRes 3012mF) unter Verwendung eines Mikroskopaufsatzes (1,25fache Vergrößerung) fotografiert. Die so gewonnenen Fotos stellten die Arbeitsgrundlage sowohl für die grafische Analyse und Homologisierung als auch für die 3D-Rekonstruktion dar (vgl. Abschnitt 2.3.).

2.2 Rekonstruktion

Eine dreidimensionale Rekonstruktion der relevanten Teile des Kopfes erleichtert das Erfassen der vorliegenden äußeren und inneren morphologischen Gegebenheit. Der Rekonstruktion dienten die Abbildungen der digitalisierten Schnittserien als Basisdaten.

Von der zu rekonstruierenden Schnittserie wurde mindestens jeder 5. Schnitt der A-Serie (das entspricht jedem 10. Schnitt des Individuums) digital fotografiert. Zur genauen dreidimensionalen Darstellung am Computer war es bei bestimmten Kopfreionen (z. B. Orbitotemporal Region) notwendig, jeden Schnitt der A-Serie zu digitalisieren, um auch kleinere Strukturen detailgenau erfassen zu können. Für die Rekonstruktion wurde immer die Gesamtansicht des jeweiligen histologischen Schnittes verwendet. Da die Größe der histologischen Schnitte stark differiert (z. B. ist der Querschnitt des Rostralorgans wesentlich kleiner als der des Kopfes im Bereich der Augen), wurden die fotografischen Abbildungen bei entsprechend unterschiedlichen Vergrößerungen aufgenommen. Die jeweils gewählte Vergrößerungsstufe ist bei der

Übertragung in die Software (Analysis, Version 5, 3D Add-On) berücksichtigt worden. Eine maßstabsgerechte Übertragung der abzubildenden Präparate wurde durch die gleichzeitige Abbildung einer Mikrometerskala überprüfbar.

In der Software wurden alle übertragenen Schnittbilder einer Serie im JPG-Format zusammengefügt. Dadurch entstand ein Stapel übereinander liegender Fotos. Über die bekannten Schnittdicken waren die Abstände zwischen den einzelnen Fotos genau bestimmbar. Die nachträgliche Definition der Abstände zwischen den Fotos und die Alignierung sicherten die wirklichkeitsgetreue Darstellung der Rekonstruktion. Das Verschieben der Fotos gegeneinander bis zur Deckungsgleichheit der anatomischen Strukturen, also das Alignieren, wurde aus Gründen der Genauigkeit optisch (manuell) durchgeführt. Dabei wurden alle deutlich abgrenzbaren Strukturen (äußerer Rand des Schnitts, Knochen, Knorpel und Gefäße) nach dem vorherigen Schnitt ausgerichtet. Der so entstandene Bilderstapel entspricht somit in der Abfolge, den Abständen und der Ausrichtung dem unbearbeiteten Zustand des Gesamtpräparats. Jetzt konnte das Markieren der zu rekonstruierenden Strukturen erfolgen. Durch die histologische Bearbeitung (Färben siehe Abschnitt 2.2.) waren die Strukturen gut gegeneinander abgrenzbar. Nachdem das erste und letzte Foto, auf dem die zu rekonstruierende anatomische Einzelstruktur erkennbar ist, bestimmt worden war, konnte mit der manuellen Markierung der darzustellenden Elemente (z. B. Os nasale) auf jedem der aufeinanderfolgenden Fotos begonnen werden. Die so gekennzeichnete Begrenzungslinie auf jedem einzelnen Fotos fügt die Software zu einem Modell zusammen (als Darstellungsverfahren wurde gewählt: Segmentierung = Skelettierung; Triangulation = minimaler Abstand). Jede anatomische Einzelstruktur (Element) des am Computer erstellten virtuellen Präparats kann durch individuelle Einfärbung deutlich von anderen Geweben abgegrenzt werden. Durch dieses Verfahren entstehen Elemente, die einzeln oder in beliebiger Kombination mit anderen Elementen als Modell dargestellt werden können. Die Kombination der Elemente zu einem Verbund gibt die dreidimensionale Rekonstruktion als Präsentation in Form einer Abbildung oder eines Video wieder. Erwähnt sei noch, dass ein Computer-3D-Modell in jeder beliebigen Achse gedreht und vergrößert werden kann, so dass alle Details aus jedem gewünschten Blickwinkel zu betrachten sind. Die dreidimensionale Drehung verdeutlicht Dimensionen von anatomischen Strukturen. Die Drehung (zum Beispiel in einer animierten Sequenz) lässt den räumlichen Eindruck und die Beziehungen zwischen den morphologischen Einzelmerkmalen erkennbar werden.

2.3 Identifikation, Homologisierung und anatomische Nomenklatur

Die Identifikation und die Homologisierung einzelner Strukturen sind wesentlicher Bestandteil einer phylogenetischen und vergleichend anatomischen Untersuchung. Zur Identifizierung der anatomischen Strukturen und Gegebenheiten wurden folgende Quellen und Materialien herangezogen: die einzelnen Schnitte aus den Schnittserien, deren digitale Fotos, die erstellte 3D-Rekonstruktion und mazerierte Schädel aus der Sammlung des Museums für Naturkunde. Zusätzlich wurden Beschreibungen, Abbildungen und Modelle aus der Literatur gleicher und anderer Arten verwendet. Gerade bei der Craniogenese der im 19. und 20. Jahrhundert untersuchten Wirbeltiere ist eine zweifelsfreie Benennung von Beobachtetem oft schwierig, da Fachbegriffe nicht in jedem Fall eindeutig definiert waren bzw. für eine anatomische Struktur unterschiedliche Fachbegriffe verwendet wurden. Für eine Initialklärung wurde das vorliegende Material mit dem menschlichen Schädel, mit dem Schädel von Primaten und im Besonderen mit Schädeln von Vertretern der Afrotheria verglichen und die Begriffe der gefundenen anatomischen Gegebenheiten mit der Nomina anatomica (Feneis, 1998) abgeglichen. Für die Identifikation und damit für die Homologisierung der beschriebenen morphologischen Strukturen wurden folgende, im Text nicht mehr erwähnte Werke herangezogen: Bugge (1972), McDowell (1958 Glossar), Meinertz (1978).

Als wesentliche Hauptkriterien zur Homologisierung der anatomischen Strukturen (nach Remane, 1952) wurden ihre Lagebeziehungen und ihre spezifische Qualität herangezogen.

3 Ergebnisse

Im Folgenden werden zunächst die Ergebnisse der morphologisch-anatomischen Untersuchungen des Cranium verschiedener Entwicklungsstadien von *Macroscelides proboscideus* dargestellt. Der Vergleich der untersuchten Entwicklungsstadien geschieht immer bezüglich der in Kapitel 1.2 dargestellten sehr weiten Entwicklung der Jungtiere, wie sie für Nestflüchter typisch ist. Festgestellte Befunde werden beschrieben, mit denen anderer untersuchter Macroscelididae verglichen und sowohl Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede verdeutlicht. Bei der Besprechung der Anatomie und Morphologie sind jedem Strukturkomplex des Schädels Detailbeschreibungen in Unterkapiteln zugeordnet, in denen Topographie und Definitionen der einzelnen anatomischen Strukturen beschrieben werden.

Die Befunde aus der Untersuchung von Deckknochen und Orbitalmosaik, sowie aus der Computerrekonstruktion schließen sich an.

3.1 Regio ethmoidalis

Die Regio ethmoidalis ist die am weitesten rostral gelegene Region des Kopfes. Sie besteht aus der Pars anterior, der Pars lateralis und der Pars posterior. Intern wird sie durch das Septum nasi auf der gesamten Länge geteilt. Die Regio ethmoidalis des Chondrocranium von Vertebraten besteht hauptsächlich aus der Nasenkapsel, die vollständig und kontinuierlich mit dem restlichen Cranium verbunden ist.

Eines der auffälligsten äußeren anatomischen Merkmale der Sengis ist ihr sehr flexibles Rostralorgan (sensu Klauer, 1984), das beim adulten Tier fast ständig in Bewegung ist. Alle Sengis besitzen eine nach rostral verlängerte, sehr bewegliche Nase, die bis zur Spitze mit Fell bedeckt ist. Wenige lange Vibrissen haben mechano-sensorische Funktion. Die Haut an den Austrittsstellen der Vibrissen ist stark pigmentiert.

Der vordere bewegliche Bereich ist bei allen untersuchten Stadien rund, wobei er caudal der Nares (Abb. 5a, 6b) einen etwa gleichbleibenden Umfang aufweist. Erst ab der Cartilago lateralis (Abb. 19) erweitert sich der Nasenbinnenraum. Die äußere knorpelige Begrenzung der vorderen Nasenkapsel wird morphologisch in Tectum nasi (Nasendach) (Abb. 18), Solum nasi (Nasenbodenelemente) und Cavum nasi unterteilt.

Das Rostralorgan ist schon bei sehr jungen Embryonen ausgebildet und deutlich sichtbar. Die Flexibilität dieses Bereiches ist einerseits durch eine Knickungszone, die dorsal vor dem Na-

sale liegt, und andererseits durch drei Muskeln gegeben, die in den folgenden Abschnitten besprochen werden.

Rostral beginnt die Zona anularis (Abb. 5a, 6b, 16) gemeinsam mit der Cartilago paraseptalis (Abb. 15). Diese setzt sich als vollständiges Knorpelrohr bis zum rostralen Anfang der Knickungszone fort. Über die gesamte Länge der Zona anularis gibt es eine breite Verbindung dieser Knorpelspange mit dem Septum nasi (Abb. 15). An der Zona anularis setzt der Musculus dilatator nasi an. Obwohl die Form des Rostralorgans der Macroscelidinae schon bei dem erst 6,6 mm (SSL) langen Embryo von *Elephantulus spec.* (Nr. 7) deutlich zu erkennen ist, sind hier viele Elemente noch nicht verknorpelt. Dies geschieht erst in späteren Ontogenesestadien. Bei dem jüngsten untersuchten *Macroscelides proboscideus*-Embryo (Nr. 1) hingegen sind alle Knorpel Elemente vollständig ausgebildet und alle Dermalknochen wenigstens teilweise verknöchert, wie zum Beispiel das Dentale, das Praemaxillare und das Maxillare. Die Knickungszone ist bei *Macroscelides proboscideus* gekennzeichnet durch unregelmäßige Fenestration des Tectum nasi (Abb. 5b, 5c, 18) und des Septum nasi (Abb. 18). Es gibt weder eine regelmäßige Fenestration im Vergleich zwischen der rechten und der linken Seite des Tectum nasi, noch kann man eine einheitliche Fenestrierung zwischen den einzelnen ontogenetischen Stadien feststellen. Bei dem jüngsten untersuchten *Macroscelides proboscideus* (Nr. 1) fand sich keine Fenestration, jedoch kann man schon bei dieser Entwicklungsstufe ein deutlich ungleichmäßiges Knorpelwachstum erkennen. Eine wirkliche Fenestrierung tritt erst bei dem Individuum Nr. 2 auf. Ein zwei Tage altes Tier (Nr. 3) zeigt die stärkste Knorpelresorption aller untersuchten Individuen. Bei Individuum Nr. 4 entsprachen Anzahl und Größe der Knorpellücken im Tectum nasi der des Tieres Nr. 3. Allerdings sind beim Adultus (Nr. 4) die Unterbrechungen zwischen dem Tectum nasi und dem Septum nasi am deutlichsten ausgeprägt. Bei keiner anderen Art konnte mit dem vorliegenden Material eine vergleichbare Knickungszone beschrieben werden.

3.1.1 Knorpelige Nasenkapsel

Aus der Apertura piriformis des Osteocranium ragt bei *Macroscelides proboscideus* der vordere Nasenknorpel als Cupula nasi anterior hervor (de Beer, 1937; Gaupp, 1905). Die paarige Cartilago cupularis (Abb. 5c) wölbt sich kugelförmig nach dorsal. Damit ist sie deutlich vom übrigen Rostrum abgesetzt. Diese Abgrenzung ist schon beim jüngsten untersuchten Individuum (Nr. 1) sichtbar. Zwischen den beiden Lamellen der Cartilagines cupulares befindet sich eine schmale Area internarina (Abb. 6b), die diese voneinander trennt. Das ist bereits am Embryo Nr. 1 zu erkennen und verstärkt sich bei allen älteren Stadien. Nur bei einem Tier (Nr.

3) wurde im Bereich der Verwachsungszone der beiden Cartilagine cupulares eine laterale Knorpellamelle, hier als Lamella lateralis bezeichnet (Abb. 11), gefunden.

Die Nares (Abb. 6b) öffnen sich lateral und ein wenig nach ventral. Durch den Processus alaris superior (Abb. 6b, 12) sind weitere laterale Öffnungen unvollständig von den Nares getrennt. Rostral entstehen so die Nares und caudal das Fenestrum narina accessoria. In diese Öffnungen münden der Ductus nasolacimalis ventral (Abb. 13) und der Ductus glandulae nasilateralis dorsal (Abb. 13). Schon bei dem jüngsten untersuchten Stadium von *Macroscelides proboscideus* (Nr. 1) ist dieser Processus knorpelig vorhanden. Es besteht eine durchgehend knorpelige Verbindung zwischen dem Processus alaris superior und dem Paries nasi bei allen untersuchten Stadien. Direkt an der Verwachsungszone der Cartilago cupularis befindet sich der rostrale Beginn des Septum nasi. In diesem Bereich ist das Septum nasi sowohl bei *Macroscelides proboscideus* als auch bei den untersuchten *Elephantulus*-Exemplaren als ovaler Knorpelfortsatz ausgebildet. Dadurch entsteht sowohl dorsal als auch ventral je ein bindegewebig verschlossene Fenestra internasalis (Abb. 12).

3.1.2 Tectum nasi

Das knorpelige Nasendach beginnt bei allen untersuchten embryonalen Stadien caudal der Cartilago cupularis (Abb. 6b), welche die Nares (Abb. 6b) überspannt. Das gerade verlaufende knorpelige Tectum nasi bildet dorsal eine Sulcus, in dem sich ein Drüsenpaket befindet (Abb. 16). Das Tectum ist mit dem ebenfalls knorpeligen Septum nasi unvollständig verbunden, da dieses teilweise durch Fenestrationen (vgl. Abschnitt 3.1.) unterbrochen wird. In allen untersuchten Entwicklungsstadien von *Macroscelides proboscideus*, mit Ausnahme des jüngsten (Nr. 1), finden sich in unregelmäßigen Abständen Knorpellücken (Abb. 18), welche durch Bindegewebe verschlossen sind.

Das Nasendach bildet bei allen untersuchten Individuen in der vorderen Hälfte dieser Knorpelstruktur eine Einheit mit dem Paries nasi. So entsteht zwischen der Nasenöffnung und der Knickungszone ein geschlossener Knorpelkanal, die Zona anularis (Abb. 5c, 6b). Sie endet in Höhe der Cartilago lateralis (Abb. 5a, 6a, 6b, 18, 20). In diesem Bereich lösen sich auch Knorpel-elemente von diesem Röhrenknorpel. Deutlich abgrenzbar sind die Cartilago paraseptalis unterhalb des Septum nasi (Abb. 14, 17), die Cartilagine des Paries nasi (Abb. 18) und die Lamina transversalis anterior (Abb. 18).

3.1.3 Paries nasi

Die Seitenwände des Rostralorgans bilden den Paries nasi, der nach Reinbach (1952) bei den Theria aus drei paarigen Knorpelzentren entsteht. Bei den Eutheria wird die Seitenwand der embryonalen Nasenkapsel in drei Abschnitte untergliedert: die Pars anterior, die Pars lateralis und die Pars posterior (Spatz, 1963; Kuhn, 1971).

Die Pars anterior entwickelt sich zusammen mit dem Tectum nasi aus der Cartilago parietalis (u. a. de Beer, 1937; Kuhn, 1971). Sie umfasst bei *Macroscelides proboscideus* das vordere Drittel des Paries nasi und reicht von der Fenestra narina bis zum Processus lateralis anterior. Der Processus alaris superior (Abb. 6b, 11, 12) tritt bei *Macroscelides proboscideus* relativ spät in der Ontogenese (2 dpn) auf. Er zeigt sich als zapfenförmiger Fortsatz, etwa in Höhe des Marginoturbinale (vgl. Abschnitt 3.1.11.), rostro-lateral vom Paries nasi.

Die Pars lateralis entsteht aus der Cartilago paranasalis. Sie wölbt sich bei allen untersuchten Sengis-Stadien (im jüngsten untersuchten Stadium als vorknorpeliges Gewebe) stark nach lateral vor und erstreckt sich im mittleren Drittel der Nasenkapsel zwischen dem Sulcus lateralis anterior und dem Sulcus lateralis posterior, dem im Nasenbinnenraum die Crista semicircularis entspricht.

Die Pars posterior entwickelt sich aus der Cartilago antorbitalis. Sie verläuft caudal des Sulcus lateralis posterior, dem im Nasenbinnenraum der Ansatz des Ethmoturbinale I an der Seitenwand entspricht, und umfasst auch die Cupula nasi posterior. Der Paries bei *Macroscelides proboscideus* bildet einen lang gestreckten Ring mit dem Tectum nasi und dem Solum nasi im vorderen Bereich des beweglichen Teils des Rostralorgans. Diese Zona anularis (Abb. 5a, 16) ist schon beim jüngsten untersuchten Stadium (Nr. 1) deutlich ausgeprägt. Bei den Macroscelidinae werden im Laufe der Ontogenese sowohl das Tectum nasi als auch der Paries nasi teilweise abgebaut, so dass Knorpellücken entstehen (vgl. Abschnitt 3.1.). Im Verhältnis zum Lumen des Nasenbinnenraumes ist der Paries dick und behält seine Stärke auch über den gesamten beweglichen Teil des Rostralorgans bei.

Der Embryo Nr. 2 und das zwei Tage alte Individuum Nr. 3 lassen deutlich den Muskelstrang des Musculus dilatator nasi (Abb. 13) erkennen, dessen rostraler Ansatz sich am Paries nasi befindet. Dieser Muskel zieht weiter nach caudal und fächert sich dorso-lateral im Bereich des Tectum nasi auf (vgl. Abschnitt 3.1.12.).

3.1.4 Septum nasi

Das knorpelige Septum nasi (Abb. 6b, 12, 19) durchzieht die Nasenkapsel in allen untersuchten Stadien der *Macroscelidinae*, wobei sich der zunächst ovale Querschnitt nach caudal verbreitert. In der Zona annularis nimmt er somit einen tropfenförmigen (Abb. 17), weiter caudal ohne Verbindung mit dem Tectum nasi einen runden Querschnitt an (Abb. 18). Im anschließenden Verlauf bildet das Septum nasi bis zu seinem caudalen Abschluss eine flache Wandung (Abb. 23) und verbindet sich in weiten Teilen mit dem Tectum nasi. Im Bereich des Recessus fronto-turbinalis ist bei Individuum Nr. 3 das Septum nasi sowohl ventral als auch dorsal leicht aufgetrieben (Abb. 21). Diese Verdickung ist bei dem untersuchten Adultus (Nr. 4) stärker ausgeprägt und kann in diesem Stadium eindeutig als Septoturbinale definiert werden. Caudal der Fenestra internarina bis zum Beginn der Zona annularis hat das Septum nasi außerdem eine Verbindung mit Teilen des Solum nasi. Die Verwachsung des Tectum nasi mit dem Septum nasi ist teilweise so weit fortgeschritten, dass sie bei älteren Stadien nicht mehr sicher makroskopisch voneinander abgrenzbar sind. Beim jüngsten untersuchten *Macroscelides*-Embryo (Nr. 1) ist die Verschmelzung jedoch noch nicht vollständig und beide anatomische Strukturen sind deutlich voneinander getrennt. Auch bei Individuum Nr. 3 beobachtet man an einigen histologischen Schnitten (z.B. Abb. 16) eine deutliche Abgrenzung vom Tectum nasi zum Septum nasi, ohne dass jedoch eine Lücke zwischen beiden zu erkennen ist. In der Knickungszone des Rostralorgans ist der Knorpel des Septum nasi in allen ontogenetischen Stadien ungleichmäßig resorbiert (Abb. 18). Dadurch existiert stellenweise keine Verbindung mit dem Tectum nasi.

3.1.5 Lamina cribrosa

Die Lamina cribrosa befindet sich ventral vom Nasale und vom Frontale und überdacht hauptsächlich die Pars posterior des Paries nasi. Sie schließt zusammen mit der Cupula nasi posterior die Nasenkapsel nach caudal ab. In ihr befindet sich eine Vielzahl Foramina olfactoria (Abb. 24), die den Fila olfactoria den Eintritt in die extradurale Nasenkapsel erlauben (Abb. 7b). Die Lamina cribrosa reicht bei *Macroscelides proboscideus* etwa vom rostralen Beginn des Vomer bis zum Austritt des Nervus opticus aus der Augenhöhle (Abb. 25). Beim zwei Tage alten Tier (Nr. 3) ist das Tectum nasi caudal teilweise verknöchert und in der Lamina cribrosa sind schmale Bereiche ossifiziert.

3.1.6 Lamina transversalis anterior et posterior

Ursprünglich ist die Lamina transversalis anterior bei Amnioten ein flacher Knorpel, der sich im Laufe der Phylogenese seitlich aufrichtet. So findet man bei den Theria einen horizontalen Knorpel, der zwar weiterhin zum Nasenboden gehört, von dem aber lateral eine senkrechte Knorpellamelle gebildet wird, die mit dem Paries nasi zur Zona anularis verwächst. Sie wurde bei allen untersuchten Stadien von *Macroscelides proboscideus* gefunden und ist beim Individuum Nr. 3 teilweise zu einer Crista verdickt (Abb. 13). Hier ist die Ausprägung des vertikalen Bereichs besonders deutlich.

Die Lamina transversalis posterior bildet die Basis der Pars ethmoturbinalis der Nasenregion. Sie ist bei *Macroscelides proboscideus* nicht mit dem Nasenseptum verbunden, sondern liegt diesem nur an (Abb. 26). Es gibt aber eine knorpelige Verbindung mit der Cupula nasi posterior (Abb. 26).

3.1.7 Cartilago paraseptalis

Bei vielen Säugetieren findet sich eine röhrenförmig geschlossene Cartilago paraseptalis anterior (Kuhn, 1971; Zeller, 1989), die das Vomeronasalorgan beherbergt. Die paarig angelegte Cartilago paraseptalis der vorderen Gaumenregion ist bei allen untersuchten *Macroscelides proboscideus*-Stadien knorpelig vorhanden. Sie steht in Verbindung mit der Lamina transversalis anterior (Abb. 13) und dem Septum nasi. Bei dem Individuum Nr. 3 ist im rostralen Abschnitt dieses Knorpels durch die Verwachsung mit dem Septum nasi die Abgrenzung beider Knorpel von einander nicht mehr deutlich. In diesem Bereich der Cartilago paraseptalis befindet sich das „Outer Bar“ (Broom, 1897). Es überdeckt in allen untersuchten Stadien teilweise den Kanal des Jacobsonschen Organs, verschließt ihn aber nie vollständig. Bei *Macroscelides proboscideus* ist das „Outer bar“ ein sehr kleiner Knorpel, der schon beim jüngsten untersuchten *Macroscelides*-Embryo (Nr. 1) knorpelig angelegt ist. Der mediale Abschnitt der Cartilago paraseptalis steht bei allen untersuchten Stadien in Verbindung mit dem Septum nasi und flankiert dieses (Abb. 20). Erst im caudalen Bereich, mit dem Beginn des lateralen Aufrichtens nach dorsal, kann die Cartilago lateralis eindeutig vom Nasenseptum abgegrenzt werden. Die Cartilago paraseptalis läuft nach caudal spitz aus. Ihre Stützfunktion wird im caudalen Bereich vom Vomer übernommen. Die Cartilago paraseptalis, die auch einen Teil der Nasenscheidewand bildet, nimmt von rostral nach caudal in der Höhe zu. Von ihr zweigt lateral eine Knorpelfläche ab, die sich nach dorsal aufrichtet, um caudal einen Kanal für das Jacobsonsche Organ (vgl. Abschnitt 3.1.9.) zu bilden.

Nach etwa zwei Drittel der Gesamtlänge der Cartilago paraseptalis hat der Vomer sein rostrales Ende. Der Vomer reicht weiter nach caudal als die Cartilago paraseptalis.

3.1.8 Ductus nasolacimalis

Ein Merkmal des Stammartmusters der Tetrapoden ist das Vorhandensein eines Ductus nasolacimalis. Er beginnt auch bei den Macroscelidea im vorderen Augenwinkel mit dem Canaliculus lacrimalis superior und dem Canaliculus lacrimalis inferior, über die die Tränenflüssigkeit abfließt (Abb. 5c, 6a). Die Öffnung des Saccus lacrimalis zur Augenhöhle, das Foramen lacrimale (vgl. Abschnitt 3.4.5.), ist sowohl beim jüngsten untersuchten Embryo (Nr. 1) als auch bei allen mazerierten Schädeln adulter Tiere von *Macroscelides proboscideus* erkennbar. Das Foramen lacrimale befindet sich bei den Macroscelididae innerhalb der Orbita (vgl. Abschnitt 3.4.5.).

In seinem caudo-rostralen Verlauf liegt der Ductus lacrimalis zunächst etwas ventral des Frontoturbinale und verlagert sich mit dem Beginn der Zona annularis noch weiter nach ventral. Die Mündung des Ductus nasolacimalis in das Cavum nasi befindet sich zwischen Cartilago alaris superior und Lamina transversalis anterior (Abb.13).

3.1.9 Jacobsonsches Organ

Als Teil der Nasenhöhle liegt das Jacobsonsche Organ (Abb. 20) am Nasenboden, umgeben von der Cartilago paraseptalis (vgl. Abschnitt 3.1.7.). Bei dem Individuum Nr. 3 von *Macroscelides proboscideus* befindet sich der relativ weitleumige, schlitzförmige Ductus nasopalatinus etwa im Bereich der längsten ventro-dorsalen Ausdehnung der Cartilago paraseptalis. Etwas weiter caudal öffnet sich der Ductus vomeronasalis dorsal vom Ausgang des Ductus nasopalatinus in den Nasenbinnenraum. Beide Ductus münden unabhängig von einander in den Nasenbinnenraum. Die Cartilago paraseptalis bilden einen breiten, nach dorsal offenen Kanal für das Jacobsonsche Organ, über dem nur im rostralen Bereich teilweise das „Outer Bar“ liegt. Das Jacobsonsche Organ reicht bei dem zwei Tage alten Individuum caudal bis etwa zum rostralen Ende des Vomer und endet dort blind.

3.1.10 Cartilago lateralis

Lateral des Paries nasi im vorderen Nasenbereich befindet sich bei allen untersuchten Entwicklungsstadien von *Macroscelides proboscideus* ein paariger Knorpel (Abb. 6a, 6b, 18, 19, 20). Er hat keine Verbindung zu anderen knöchernen oder knorpeligen Strukturen, sondern

liegt rostral der rostralen Ausläufern des Praemaxillare. Die Cartilago lateralis beginnt etwa auf der Höhe der ersten Trennung von Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis (Abb. 18) und endet am rostralen Ende des Maxilloturbinale. Im rostralen Bereich verbreitert sich die Cartilago lateralis schaufelförmig, so dass sich der rechte und der linke Flügel medial fast berühren (Abb. 18). Dieser Knorpel ist schon in frühen embryonalen Stadien als präknorpeliges Bindegewebe zu erkennen, verknorpelt jedoch erst bei dem Embryo mit 30,5 mm Scheitel-Steiß-Länge (Nr. 2). Bei dem drittjüngsten untersuchten Tier (2 dpn, Nr. 3) von *Macroscelides proboscideus* ist die Cartilago lateralis etwa 1,9 mm lang und weist im rostralen Drittel eine Breite von etwa 0,8 mm auf, im caudalen Bereich von nur 0,1 mm. An der Cartilago lateralis hat der Musculus maxillo-labialis ventralis seinen rostralen Ansatz. Ein entsprechender Knorpel wurde auch bei dem in dieser Arbeit untersuchten *Elephantulus*-Individuum (Nr. 7) gefunden.

3.1.11 Cavum nasi

Der Nasenbinnenraum dient unter anderem der Leitung der durch die Nase eingeatmeten Luft, die dabei sowohl von Staubpartikeln befreit als auch erwärmt wird. Er ist teilweise mit chemosensorischem Riechepithel ausgekleidet. Im vorderen Bereich des „Rüssels“ gibt es bei den Sengis kein solches Epithel. Der Nasenbinnenraum wird knorpelig vom Tectum nasi, vom Paries nasi und vom Solum nasi gebildet.

Die inneren Strukturen, die Turbinalia (Abb. 6a, 6b), dienen hauptsächlich der Klimatisierung der Inspirationsluft und als Stützstrukturen für das Riechepithel. Die Pars anterior (Reinbach) des Nasenbinnenraumes beherbergt im ventralen Bereich das Marginoturbinale, das bei *Macroscelides proboscideus* durch einen bogenförmigen nach medio-dorsal gerichteten Anteil der rostralen Seitenwand im Bereich der Fenestra internarina entsteht.

Das Atrioturbinale (Abb. 7a) liegt bei Individuum Nr. 3 auf gleicher dorso-ventraler Höhe wie das Marginoturbinale. Sein caudaler Abschluss befindet sich am rostralen Bereich der Knorpellücken der Knickungszone. Das Nasoturbinale beginnt an der lateralen Nasenseitenwand in Höhe des Nasale und ist als einfacher, waagerechter Knorpel ausgebildet.

Die Frontoturbinalia (I und II) enden rostral etwa in Höhe der beginnenden dorso-ventralen Verkürzung der Lamina semicircularis (Abb. 7b). Sie untergliedern den Raum lateral der Lamina (Abb. 21: Crista semicircularis). Beide Processus anteriores der Frontoturbinalia weisen nach ventral.

Zwei Ethmoturbinalia (I und II) sind jeweils in einen anterioren und einen posterioren Processus geteilt, während das Ethmoturbinale III nicht aufgespalten ist (Abb. 6b). Bei allen untersuchten embryonalen *Macroscelides proboscideus*-Stadien sind die Turbinalia knorpelig angelegt. Einige Stützstrukturen der Turbinalia (Frontoturbinalia, Ethmoturbinalia I) sind beim Tier Nr. 3 ossifiziert (Abb. 21), während sie beim adulten Individuum (Nr. 4) eine fortgeschrittene Ossifikation aufweisen: Die Turbinalia sind rostral etwa bis zur Lamina cribrosa knorpelig und ab dem Durchtritt der Fila olfactoria in den Nasenbinnenraum knöchern ausgebildet. Die Crista semicircularis bildet bei *Macroscelides proboscideus* eine dorso-ventral fast senkrecht stehende Wand, die den Recessus maxillaris (Reinbach) vom übrigen Nasenbereich medial abgrenzt (Abb. 21). Nach caudal verliert die Lamina semicircularis die Verbindung zum Maxillare, behält aber den Kontakt zum Tectum nasi. Sie ist mit dem Processus supracribrosus des Nasale verschmolzen, so dass eine Abgrenzung dieser beiden Strukturen bei keinem Stadium möglich ist.

3.1.12 Muskeln des Rostralorgans

Die verlängerte Nase der Macroscelidinae kann durch drei Muskeln bewegt werden, die alle einen antorbitalen Ursprung haben. Ein kräftig ausgebildeter Muskel, der Musculus dilatator nasi, hat seinen Ursprung an der Fossa antorbitalis des Praemaxillare, ist an seiner rostralen Ansatzstelle sehr breit gefächert und sowohl mit dem Tectum nasi dorsal als auch mit dem Paries nasi lateral verbunden (Abb. 13). Er sorgt für die dorsale Beweglichkeit des Rostrums. Der paarige Musculus maxillo-labialis dorsalis (Abb. 16) hat seinen Ursprung an einer Grube des Maxillare. Er verläuft von ventral seitlich um den caudalen Teil der Zona anularis und ist in seinem mittleren Bereich mit ihr verbunden. Die rostrale Insertion reicht bis zum posterioren Rand der externen Nares. Mit diesem Muskel ist eine laterale Bewegung des Rostrums möglich.

Der von allen drei Muskeln am weitesten caudal ansetzende ist der paarige Musculus maxillo-labialis ventralis (Abb. 18). Der Ursprung dieses Muskels liegt in einer Fossa zwischen Frontale und Lacrimale. Er verläuft ventral des Musculus maxillo-labialis dorsalis, inseriert sowohl caudal der Zona anularis am Praemaxillare, als auch direkt an der Cartilago lateralis (vgl. Abschnitt 3.1.10.) und sorgt für die ventrale Bewegung des Rostralorgans. Beim jüngsten Embryo (Nr. 1) ist die Cartilago lateralis noch vorknorpelig, so dass in diesem Entwicklungsstadium der Musculus maxillo-labialis ventralis nur mit dem Praemaxillare verbunden ist. Erst bei dem fast geburtsreifen Embryo (Nr. 2) ist dieser Knorpel ausgebildet und hat eine Verbindung zu diesem Muskel (vgl. Abschnitt 3.1.10.).

3.2 Regio orbitotemporalis

Sowohl der Boden und die Seitenwand des Cavum cranii als auch Nasen- und Ohrkapseln begrenzen die Regio orbitotemporalis. Durch eine bei Säugetieren ausgebildete sekundäre Schädelseitenwand wird dieser Bereich in einen lateralen und einen medialen Abschnitt unterteilt. Den medialen Bereich bezeichnet man bei allen Mammalia als Cavum epiptericum und bezieht ihn in das Cavum cranii ein.

3.2.1 Cavum epiptericum und Hirnnerven

Das Cavum epiptericum (Gaupp, 1905) bezeichnet den Raum zwischen der primären und der sekundären Schädelseitenwand der Mammalia (Abb. 27). Im Chondrocranium besteht seine laterale und ventrale Begrenzung durch die Ala temporalis und die Membrana sphenooobturatoria.

Bei *Macroscelides proboscideus*, wie auch bei manchen anderen Taxa, wird in späten embryonalen Stadien (bis Individuum Nr. 3) das Cavum epiptericum weiterhin ventral durch das Pterygoid und das Palatinum, sowie medial durch die Nasenkapsel und durch das Orbitosphenoid begrenzt. Es beginnt in Höhe der rostralen Spitze des Tympanicum. Sehr weit rostral verlässt der Sehnerv (II) die Cavum cranii durch den Canalis opticus (vgl. Abschnitt 3.2.3.). Das Foramen opticum (Abb. 26) liegt rostral des dorsalen Endes der Cupula nasi posterior zwischen Alisphenoid und Orbitosphenoid. Diese Lage findet sich auch im jüngsten *Macroscelides*-Stadium (Nr. 1). Bei allen untersuchten *Macroscelides*-Stadien sind das Foramen rotundum und die Fissura supraorbitalis miteinander verschmolzen. Damit verlassen im Adultcranium die Nerven III, IV, V₁, V₂ und VI das Cavum epiptericum gemeinsam durch das Foramen sphenorbitale. Der Alisphenoid-Kanal fehlt bei den untersuchten Osteocranien sowohl bei Macroscelidinae als auch bei den Rhynchocyoninae. In jungen Ontogenesestadien verläuft der Nervus trochlearis (IV) direkt nach seinem Austritt aus dem Cavum cranii dorsal des Ganglion trigeminale. In der weiteren ontogenetischen Entwicklung verlagert er sich zunehmend nach medial vom Ganglion trigeminale. Erst rostral des caudalen Endes der Cochlea liegt er dorsal des Ganglion trigeminale. Im gemeinsamen Verlauf mit dem Nervus trigeminus bilden der Nervus trochlearis und das Ganglion trigeminale einen lateral ausgerichteten ovalen Querschnitt (Abb. 31). Die caudale Verlängerung des Cavum epiptericum wird als Cavum supracochleare bezeichnet. Der Nervus facialis (Abb. 8b: N. VII) verläuft durch den Porus acusticus internus ventral unter dem Tegmen tympani, wobei die Commissura suprafacialis (Abb. 36b) die craniale Begrenzung dieses Foramens bildet.

Schon bei dem jüngsten Stadium von *Macroscelides proboscideus* (Nr. 1) kann man die Commissura suprafacialis deutlich erkennen. Bei diesem Exemplar und bei Tier Nr. 3 ist diese Lamelle knorpelig ausgebildet. Der Canalis facialis verlängert sich im Laufe der Ontogenese. Die Commissura suprafacialis berührt in allen untersuchten Stadien fast das Cerebrum. Durch das Foramen lacerum posterius verlassen der Nervus glosso-pharyngeus (IX) und der Nervus vagus (X) die Ohrkapsel (Abb. 35c). Auch am jüngsten untersuchten Stadium von *Macroscelides proboscideus* (Nr. 1) sind das Foramen cochleae und das Foramen ovale deutlich zu unterscheiden. Durch das perforierte Exoccipitale verlässt der Nervus hypoglossus als letzter Hirnnerv das Cavum cranii. Beim Embryo Nr. 1 existiert für den Durchtritt des Ganglion trigeminale in das Cavum cranii eine breite Knorpellücke, die erst bei dem zweitältesten Embryo (Nr. 2) zu einem Foramen geschlossen ist und im Verlauf der Verknöcherung der Bulla zu einem vollständig knorpelig umschlossenen Foramen wird.

3.2.2 Alisphenoid

Die beim jüngsten untersuchten *Macroscelides*-Embryo (Nr.1) noch vollständig knorpelige Ala temporalis zeigt bei dem Tier Nr. 2 erste Anzeichen einer Ossifikation, die beim Tier Nr. 3 weiter fortgeschritten und beim adulten Tier vollständig ist.

Das Alisphenoid von *Macroscelides proboscideus* bildet den ventralen Rand der Orbita und begrenzt dort zusammen mit dem Orbitosphenoid das Foramen opticum. Außerdem hat es Anteil an der Bildung des Foramen subopticum, das es zusammen mit dem Orbitosphenoid, welches erst im Stadium Nr. 3 teilweise ossifiziert ist, und dem Pterygoid, welches schon im jüngsten Stadium (Nr. 1) knöchern vorliegt, umschließt. Im caudalen Bereich der Bulla bei *Macroscelides proboscideus* hat das Alisphenoid Kontakt zum Parietale und zum Squamosum (Abb. 33). Sowohl bei *Macroscelides proboscideus* als auch bei *Elephantulus* gibt es keine Verbindung der letztgenannten Elemente. Bei *Petrodromus tetradactylus* und den Rhynchocyoninae kann man eine schmale fronto-alisphenoide Naht erkennen.

Die Naht zwischen Cupula nasi posterior und Alisphenoid ist bei jedem Individuum der für diese Untersuchung zur Verfügung stehenden Stadien deutlich zu erkennen. Das Alisphenoid verwächst also in keinem Punkt vollständig mit der Cupula nasi posterior, sondern ist in allen untersuchten Stadien von dieser deutlich abgrenzbar. Caudal der Orbita und cranial der Mittelohrkapsel ist bei *Macroscelides proboscideus* das Alisphenoid vergrößert und umschließt als Foramen caroticum die Arteria carotis interna vollständig (vgl. Abschnitt 3.4.). Beim zwei Tage alten Tier (Nr. 3) ist in diesem Bereich das Alisphenoid so breit, dass der Kanal für den

Ramus infraorbitalis des Nervus trigeminus (Abb. 32) diesen Knochen weder cranial noch tympanal auftreibt. Die Knorpellamelle bei Tier Nr. 1, die in Individuum Nr. 2 zu verknöchern beginnt, ist relativ breit angelegt. Sie umschließt den Durchtritt des Nervus opticus. Das Alisphenoid beginnt bei Individuum 1 an der Stelle zu verknöchern, an der der Nervus opticus (Abb. 26, 27) in das Cavum cranii vollständig eintritt. Etwas rostral vor dem Ansatz der Cochlea befindet sich der Anfang der tympanalen Ausstülpung des Alisphenoid für den Musculus tensor tympani (Abb. 34). Damit liegen die Arteria carotis interna, der Ramus infraorbitalis des Nervus maxillaris und der Musculus tensor tympani eng nebeneinander, durch Knochenlamellen getrennt. Das Alisphenoid von *Macroscelides proboscideus* ist viel weiter nach rostral ausgedehnt als bei *Elephantulus*. Dadurch entsteht ein fließender Übergang zur Bulla. Bei *Elephantulus* endet die Bulla ziemlich abrupt mit Beginn der Lamina lateralis des Pterygoid.

3.2.3 Orbitalmosaik

Die aus verschiedenen Deckknochen (Maxillare, Palatinum, Frontale, und z. T. Lacrimale) und Ersatzknochen (Orbitosphenoid, Alisphenoid) bestehende Schädelseitenwand der Theria im Bereich der Orbita (Abb. 3b, 5a) wurde schon oft für phylogenetische Vergleiche verschiedener Taxa genutzt (u. a. Cox, 2006; Giere, 2002; Mess, 1997). Dieses Knochenmosaik zeigt innerhalb der Säugetiere stark variierende Merkmale.

Bei allen Macroscelidinae bilden das Lacrimale, das Maxillare und das Jugale einen scharfen vorderen Orbitalrand aus. Große Variabilität hingegen findet man beim caudalen Orbitalrand. Ist er bei *Macroscelides proboscideus* und *Petrodromus tetradactylus* stark abgerundet, finden sich bei *Elephantulus* spec. verschiedene Ausprägungen. *Elephantulus intufi* hat einen Processus postfrontalis, der sich über das Parietale fortsetzt und dort breit ausläuft. Der gesamte Fortsatz erhebt sich dorsal über das Frontale. Ein solcher Processus des Frontale findet sich auch bei *Petrodromus tetradactylus*, hier reicht er jedoch nicht über die Orbita hinaus. *Elephantulus myurus* besitzt ebenfalls einen knöchernen Fortsatz dorsal der Orbita, der allerdings nur vom Os frontale gebildet wird. Bei *Rhynchocyon* spec. ist die gesamte Orbita von einem scharfen Rand umgeben, der im Processus postorbitalis des Squamosum endet. Alle Sengis haben eine durchgehende knöcherne Verbindung zwischen beiden Foramina optici. Eine zusätzliche Öffnung im Orbitosphenoid, das Foramen subopticum, ist bei allen Macroscelidea vorhanden.

Der rostro-ventrale Abschluss der Orbita wird bei Rhynchocyoninae und bei den Orycteropodidae vom Palatinum gebildet. Dieser Knochen hat zusätzlich eine Verbindung zum Maxillare und zur Pars orbitalis des Lacrimale. Bei den Macroscelidinae liegt dieser Kontakt nicht innerhalb der Orbita. Bei *Macroscelides proboscideus* ist die Pars orbitalis des Palatinum reduziert, so dass es keine Verbindung zum Frontale gibt. Das Maxillare hat bei den Rhynchocyoninae einen geringen Anteil an der rostro-ventralen Spitze der Orbita des adulten Schädels. Es hat hier eine Verbindung sowohl mit dem Palatinum als auch mit dem Lacrimale. Bei allen Macroscelidea sind das Foramen opticum und das Foramen subopticum deutlich voneinander abgegrenzt. Das Foramen subopticum liegt rostro-ventral vom Foramen opticum. Beide Foramina werden durch das Alisphenoid und das Orbitosphenoid begrenzt, wobei auch das Pterygoid einen kleinen Anteil an der Bildung des Foramen subopticum hat.

Als Teil des Orbitalmosaiks zeigt das Orbitosphenoid bei erwachsenen Tieren Verbindungen zum Frontale, zum Parietale und zum Alisphenoid. Das Orbitosphenoid ist eine dünne Knorpellamelle, welche Anteil an der Begrenzung des Foramen subopticum und des Foramen opticum hat. Es liegt in embryonalen Stadien unverknöchert vor und ossifiziert relativ spät in der Ontogenese. Bei den hier untersuchten Stadien ist das Orbitosphenoid erst bei dem zwei Tage alten Tier (Nr. 3b) knöchern, während alle jüngeren Individuen knorpelige Strukturen besitzen.

3.3 Tympanalregion

Einen großen Teil am Chondrocranium der Sengis nehmen neben dem Cavum cranii die Ohrkapseln ein. Zusammen mit der dorso-medial von ihnen liegenden Schädelseitenwand und dem Schädeldach begrenzen sie das Cavum cranii lateral, bei *Macroscelides proboscideus* auch dorsal. Der oticale Abschnitt der Parachordalplatte bildet, dorsal zwischen den Ohrkapseln liegend, den Boden der Schädelhöhle in der Regio otica (Zeller, 1998). In der Ohrregion und der Hinterhauptsregion wird die Schädelbasis von dem Planum basale gebildet. Die Basalplatte erstreckt sich caudal bis zum Foramen magnum, wird aber im Laufe der Ontogenese durch die Ersatzverknöcherung des Basioccipitale ersetzt. Die vertikale Ausdehnung des Planum basale nimmt von rostral nach caudal kontinuierlich ab. Bei *Macroscelides proboscideus* buchten die Mittelohrkapseln das Planum basale lateral ein. Über die Commissurae basicochlearis anterior und posterior ist die Basalplatte mit den Ohrkapseln verbunden. Beide Commissurae sind, wenn auch verdeckt, beim adulten Tier noch zu erkennen.

3.3.1 Mittelohrkapsel

Die schräge Lage der Achse der Mittelohrkapsel von rostro-medial nach caudo-lateral und von rostro-ventral nach caudo-dorsal findet sich bei allen untersuchten Sengis. Von allen anderen Macroscelidea unterscheidet sich der Schädel von *Macroscelides proboscideus* eindeutig durch die von ventral sichtbare, stark vorgewölbte Mittelohrkapsel (Abb. 2, 4). Ihre Hohlräume nehmen bei adulten *Macroscelides proboscideus* neben dem Hirnschädel den größten Teil des Kopfvolumens ein.

Der Aufbau der Mittelohrkapsel (Abb. 8a, 8b) von *Macroscelides proboscideus* ist sehr komplex. Sie besteht aus dem Petrosom (Abb. 1, 3) und dem Tympanicum (Abb. 3, 5a), aus Teilen des Alisphenoid (Abb. 28), des Basisphenoid (Abb. 32), des Pterygoid (Abb. 25) und des Entotympanicum (Abb. 5b, 32) sowie dem Squamosum (Abb. 33). In bestimmten Phasen in der Ontogenese beteiligen sich der proximale Teil des Hyoid und das Goniale an dem Aufbau der Bulla. Beide Strukturen haben aber bei dem Individuum Nr. 3 keinen Anteil mehr am Aufbau der Mittelohrkapsel.

Bei *Macroscelides proboscideus* ist die Mittelohrkapsel so stark pneumatisiert, dass an maze-rierten Schädeln selbst in dorsaler Sicht die rechte und die linke Bulla dorsal und caudal den restlichen Schädel überragen. Die sich nach dorsal und caudal erstreckenden von dem Squamosum und dem Parietale gebildeten pneumatisierten Höhlen sind auch am lebenden Tier deutlich zu erkennen. Nur der Arcus zygomaticus und der verknöcherte Meatus acusticus externus reichen weiter nach lateral als die Bullae. Der bei Rhynchocyoninae deutliche Abstand zwischen den Bullae verringert sich zunehmend bei *Petrodromus tetradactylus* sowie *Elephantulus* und ist bei *Macroscelides proboscideus* nahezu aufgehoben. Dies resultiert aus der starken Expansion der Bullae bei *Macroscelides proboscideus*. Bei *Petrodromus tetradactylus* und *Elephantulus* spec. ist der Abstand der Ohrkapseln etwas größer, weil bei diesen beiden Taxa unter anderem das caudale Entotympanicum kleiner ist.

Die Mittelohrkapsel bei *Macroscelides proboscideus* ist stellenweise durch eine doppelte knöcherne Wand begrenzt. Der Processus tympanicus squamosi bildet zusammen mit dem Processus tympanicus des Alisphenoid die Bulla und sorgt etwas caudal dieser Doppelwand für ihren dorso-lateralen Abschluss.

Erst relativ spät in der Ontogenese expandiert die Bulla vollständig. Während bei jüngeren Embryonen ihre Größe vergleichbar mit der anderer Arten ist, zeigt sich bei einem zwei Tage alten Tier (Nr. 3) eine starke Vergrößerung. Ihre Expansion ergibt sich unter anderem durch ein im Vergleich mit gleichaltrigen Stadien anderer Taxa größeres Alisphenoid. Bei *Macrosce-*

lides proboscideus beteiligt sich das caudale Entotympanicum besonders stark an der Vergrößerung der Bulla. Zusätzlich ist auch der Sinus epitympanicus bei *Macroscelides proboscideus* stärker pneumatisiert als bei anderen Sengis-Arten.

Im Innenohr können die Pars cochlearis *sensu stricto*, in der nur der Schneckengang liegt, und die Pars vestibularis, in dem sich die Fenestra vestibuli, das Foramen perilymphaticum, das Foramen acusticum sowie Teile des Sacculus befinden, unterschieden werden. Eine genaue anatomische Abgrenzung kann nur am Embryo erfolgen, weil bei adulten Tieren die Ossifikation des Petrosus so weit fortgeschritten ist, dass die Grenzen zwischen der Pars cochlearis *sensu stricto* und der Pars vestibularis nicht mehr sichtbar sind. Die Pars cochlearis ist kuppelförmig, aber an ihrer der Schädelhöhle zugewandten Seite abgeflacht. Rostral setzt sie sich in der Commissura basicochlearis anterior und der Commissura alicochlearis fort. Die Cochlea von *Macroscelides proboscideus* besitzt zwei Windungen. In der Pars canalicularis befindet sich das vestibulo-cochleare Organ, welches Lageveränderungen des Kopfes sensorisch registriert. Die drei Bogengänge, Ductus semicircularis lateralis, Ductus semicircularis anterior und Ductus semicircularis posterior, verändern ihren Durchmesser im jeweiligen Verlauf nicht (Abb. 10a-c) und sind vollständig von Knorpel (Individuum Nr. 1) bzw. Knochen (alle älteren Entwicklungsstadien) umschlossen. Der Ductus semicircularis lateralis ist nur etwa halb so hoch wie die beiden anderen Bogengänge. Der Winkel, den die beiden Ductus semicirculares superiores einschließen, beträgt etwa 81° . Betrachtet man die aufrecht stehenden Bogengänge von dorso-ventraler Richtung, ist der Ductus semicircularis lateralis etwa 61° in die Waagerechte geneigt und zeigt nach rostro-lateral.

3.3.2 Entotympanicum

Van der Klaauw (1929) führt die Unterscheidung zwischen rostralem und caudalem Entotympanicum ein. Er definiert damit alle knöchernen und knorpeligen ontogenetisch unabhängigen Elemente ventral der Wand der Paukenhöhle, ohne Berücksichtigung des Tympanohyale und der Knorpel der Eustachischen Röhre. Sowohl das rostrale als auch das caudale Entotympanicum sind bei *Macroscelides proboscideus* in allen untersuchten Ontogenesestadien zu finden. Beide Elemente können bei *Macroscelides proboscideus* durch die gesamte Ontogenese verfolgt werden (Abb. 3, 5b, 31, 32). Das rostrale Entotympanicum bleibt in allen Entwicklungsstadien knorpelig, ist wesentlich kleiner als das caudale Entotympanicum und verwächst im Laufe der Ontogenese mit der Tuba auditiva. Bei den für die vorliegende Arbeit untersuchten Individuen zeigt sich, dass das caudale Entotympanicum mit dem Ectotympanicum eine enge

Verbindung eingeht (36e). Die Verwachsungsgrenze dieser beiden Knochen ist noch am Embryo Nr. 2 zu erkennen.

3.3.3 Ossicula auditus

Die Gehörknöchelchen von *Macroscelides proboscideus* sind deutlich sichtbar, wenn man den mazerierten Schädel von lateral betrachtet (Abb. 3a, 9a-c). Sie liegen nicht frei in der Ohrkapsel, sondern sind über Ligamente mit der lateralen und caudalen Paukenhöhlenwand verbunden. Das Crus breve des Incus liegt dabei so eng an der lateralen Paukenhöhlenwand an, dass bei Individuum Nr. 3 auch mikroskopisch kein Ligament erkennbar ist. Der rostrale Anteil des Malleus ist nach ventral gebogen, während nach caudal der Corpus des Incus einen ebenfalls gebogenen kurzen Abschluss der Gehörknöchelchen bildet.

Das größte der drei Gehörknöchelchen, der Malleus (Abb. 9a-c, 35f), ist besonders gut sichtbar am mazerierten Schädel (Abb. 3b). Der Kopf des Malleus von *Macroscelides proboscideus* ist kurz und kräftig ausgebildet und wird an allen Seiten von der Auftreibung des Gelenks zwischen Hammer und Amboss überragt. Dieses Gelenk verbindet die beiden Knochen auf ihrer gesamten Breite. Der Processus gracilis ist sehr dünn, gerade und greift weit nach lateral. Er hat Anteil an der Bildung der Fissura petrotympanica und zeigt keine Strukturierung. In den beiden jüngsten untersuchten Entwicklungsstadien von *Macroscelides proboscideus* ist das Goniale als separater Knorpel erkennbar, der teilweise bindegewebig mit dem unverknöcherten Tympanicum verbunden ist.

Als drittes Glied in der Kette der Gehörknöchelchen verbindet der Steigbügel den Incus mit der Membran des ovalen Fensters (Abb. 35f). Das Corpus des Stapes ist bei *Macroscelides proboscideus* schwach entwickelt (Abb. 36d). Der Steigbügel besitzt verhältnismäßig lange, gerade und dünne Crura. Zwischen diesen verläuft von ventral nach dorsal der Canalis stapediale mit der Arteria stapediale.

3.4 Deckknochen

Im Folgenden werden die Anatomie und der Grad der Ossifikation der Deckknochen beschrieben. Der Zeitpunkt des Beginns der Ossifikation war nicht zu bestimmen, da bei dem jüngsten untersuchten *Macroscelides proboscideus*-Embryo (Nr. 1) schon alle Deckknochen mindestens teilweise verknöchert waren. Das zweitälteste Stadium von *Macroscelides proboscideus* (Nr. 2) ist weit entwickelt, alle Deckknochen liegen weitgehend verknöchert vor, jedoch ist auch beim zwei Tage alten Tier (Nr. 3) die Ossifikation noch nicht abgeschlossen.

Unter anderem weisen das Frontale und das Parietale immer noch unverknöcherte Bereiche auf. Die Bestimmung der genauen Ossifikationszeitpunkte wäre nur mit Hilfe jüngerer Embryonalstadien von *Macroscelides proboscideus* zu ermitteln. Dieses Material stand nicht zur Verfügung.

3.4.1 Nasale

Das Nasale von *Macroscelides proboscideus* (Abb. 1, 5c) bildet die dorsale knöcherne Begrenzung der Nasenregion und gemeinsam mit dem Praemaxillare die vordere Apertura nasi ossea.

Als relativ dünner Knochen grenzt es an die knorpelige Nasenkapsel und überlagert sie rostral. Lateral verbindet es sich mit dem Praemaxillare und dem Maxillare und berührt caudal das Frontale. Die rostrale Ausdehnung ist verglichen mit dem Praemaxillare bei allen untersuchten Stadien etwa gleich.

Das Nasale endet rostral direkt caudal der Cartilago lateralis. Die Verbindung mit dem Praemaxillare erstreckt sich etwa über die Hälfte seiner Gesamtlänge.

Bei *Macroscelides proboscideus* bildet die Naht zwischen dem rechten und dem linken Nasale über die gesamte Länge einen Sulcus. Aus dorsaler Sicht erscheint das Nasale gerade, langgestreckt und an den Enden abgerundet. Ein deutlicher Sulcus am rostralen Ende des Nasale ist bei allen Macroscelidinae zu erkennen. Dieser existiert bei den Rhynchocyoninae nicht. Bei *Macroscelides proboscideus* liegt die Naht zwischen dem rechten und dem linken Nasale in einem Sulcus zwischen dem nach dorsal aufgewölbten Rücken der Nasalknochen.

Im Gegensatz zu *Macroscelides proboscideus* verläuft bei *Elephantulus intufi* die Sutura zwischen Frontale und Nasale transversal gerade. Hierin unterscheiden sich die Rhynchocyoninae und die Macroscelidinae deutlich. Der caudale Abschluss bei den Rhynchocyoninae reicht in die Naht zwischen rechtem und linkem Frontale. Die Nasalia von *Petrodromus tetradactylus*, *Elephantulus spec.* und *Macroscelides proboscideus* enden immer rostral vor den Frontalia. Es gibt somit eine große Variabilität dieser Sutura innerhalb der Sengis. Sie unterscheidet sich sowohl interspezifisch als auch intraspezifisch.

3.4.2 Praemaxillare

Rostral verbindet sich der knorpelige „Rüssel“ mit dem paarigen Praemaxillare. Zwischen beiden Bereichen des Rostralorgans besteht ein stufenloser Übergang bei *Macroscelides proboscideus* (Abb. 1, 5c, 18). Bei den Rhynchocyoninae hingegen ist das Praemaxillare im

rostralen Bereich lateral aufgetrieben, so dass hier ein deutlich abgesetzter Rand zwischen „Rüssel“ und Praemaxillare ausgebildet ist. Letzteres enthält die Alveolen für die drei oberen Incisivi. Das Praemaxillare hat dorsal Kontakt mit dem Nasale und caudal mit dem Maxillare. Diese Verbindung variiert zwischen den Taxa stark. Bei *Macroscelides proboscideus* verläuft die Sutura gerade und dorso-ventral. Bei *Elephantulus*-Arten variiert deren Form interspezifisch.

Bei allen Sengis (einschließlich der Rhynchocyoninae) reicht der Processus palatinus medialis des Praemaxillare weit nach caudal. Am längsten ist er bei den *Elephantulus*-Arten, bei denen er sogar bis zum Caninus reichen kann.

3.4.3 Maxillare

Das Maxillare (Abb. 3, 5a, 24) ist das Hauptelement der lateralen Wand der caudalen Nasenregion und des harten Gaumens. Es enthält die Alveolen sowohl für die Canini als auch für die Praemolaren und Molaren. Bei den Sengis ist der Processus zygomaticus des Maxillare kräftig ausgebildet und über eine lange Naht mit dem Jugale verwachsen. Die Sutura mit dem Nasale verläuft gerade nach rostral. Weiter caudal bildet das Maxillare eine Sutura mit dem Frontale, die sich bis zur Orbita erstreckt. Im dorsalen Bereich befindet sich das Foramen infraorbitale, dessen Form bei allen untersuchten Arten etwa gleich, oval und lateral abgeflacht ist.

Die Länge des Canalis infraorbitalis unterscheidet sich bei den untersuchten Arten stark. Der Kanal ist langgestreckt bei den Rhynchocyoninae, kürzer bei *Elephantulus* und nur noch ein Durchbruch des Maxillare zur Orbita bei *Macroscelides proboscideus*.

Die Foramina incisiva (Abb. 2) sind bei allen Macroscelididae vorhanden. Sie sind immer länger als breit und bei *Petrodromus tetradactylus* und *Rhynchocyon spec.* rostro-medial schlitzförmig ausgebildet. Die Foramina nehmen bei *Petrodromus tetradactylus* einen bogenförmigen Verlauf, wobei die konvexe Seite nach lateral zeigt. Dies stellt unter den Sengis eine Ausnahme dar, denn bei allen anderen Macroscelidea verlaufen die Foramina gerade.

3.4.4 Frontale

Das Schädeldach medial der Orbita wird bei den Macroscelidea zum Teil durch das Frontale (Abb. 1, 5c) gebildet, welches außerdem Anteil an der medialen Wand der Orbita hat. Rostral steht es sowohl mit dem Nasale als auch, etwas lateral, mit dem Lacrimale in Kontakt. Die annähernd geradlinige Knochennaht zwischen den Frontalia verbindet die beiden Seiten flach,

ohne Sulcus- oder Cristabildung miteinander. Das Frontale entspringt rostral zwischen der knorpeligen Nasenkapsel und dem Nasale, so dass eine kontinuierliche knöcherne Bedeckung der Nasenkapsel entsteht. An der Nahtstelle zu den Nasalia sind die Frontalia erheblich dicker als im flachen, den Nasenbinnenraum überdeckenden Bereich. Im Verlauf der Ontogenese verwachsen das rechte und das linke Os frontale eng miteinander. Diese Sutura ist allerdings bei dem zwei Tage alten Tier (Nr. 3) noch nicht vollständig ausgebildet (Abb. 5c). Der Übergang von der Pars facialis zur Pars orbitalis des Frontale, der bei *Macroscelides proboscideus* und einigen *Elephantulus*-Arten abgerundet ist, bildet bei den Rhynchocyoninae und *Elephantulus intufi* eine deutliche Kante. Anhand dieses Befundes konnte unter den für diese Untersuchung zur Verfügung stehenden Exemplaren *Elephantulus intufi* eindeutig von allen anderen *Elephantulus*-Arten abgegrenzt werden.

Die Sutura zwischen dem Frontale und dem Parietale ist bei den einzelnen Vertretern der Macroscelidinae sehr unterschiedlich geformt. Es treten sowohl gerade als auch stark konvex nach caudal gerichtete Nähte auf. Intraorbital und ventral der Sutura mit dem Parietale berührt das Frontale das Alisphenoid.

3.4.5 Lacrimale

Das Lacrimale (Abb. 1, 3, 5c) hat bei den zur Verfügung stehenden Exemplaren von *Macroscelides proboscideus* je eine Sutura zum Jugale (Abb. 5c), zum Frontale und zum Maxillare (Abb. 22). Bei allen Sengis ist es deutlich in eine Pars facialis und eine Pars orbitalis unterteilt. Die Pars orbitalis ist bei allen Macroscelidinae wesentlich größer als die Pars facialis. Die Rhynchocyoninae haben als einzige Gruppe der Sengis eine im Vergleich zur Pars orbitalis wesentlich größere Pars facialis.

Die Pars orbitalis des Lacrimale erhebt sich bei *Macroscelides proboscideus* als eine scharfe Knochenlamelle oberhalb des vorderen Orbitalrandes. Bei allen anderen Sengis ist der Übergang von der Pars facialis zur Pars orbitalis ebenfalls deutlich, jedoch ist bei ihnen keine derartige nach rostro-dorsal gerichtete Lamelle ausgebildet.

Das Foramen lacrimale liegt sowohl bei *Macroscelides proboscideus* als auch bei *Petrodromus tetradactylus* dorsal des Foramen infraorbitalis. Bei *Rhynchocyon* befindet sich das Foramen lacrimale sehr weit lateral, bei *Elephantulus* ist es medial verschoben. Bei den erstgenannten Taxa ist es größer und nahezu rund, bei den letztgenannten Taxa höher als breit und schlitzförmig.

3.4.6 Parietale

Das Parietale ist einer der Deckknochen, dessen Ossifikation bei *Macroscelides proboscideus* als letztes abgeschlossen wird. Bei dem Individuum Nr. 3 liegt es noch zum großen Teil unverknöchert vor (Abb. 5a-c). An mazerierten Schädeln der Macroscelidea schließt sich das Parietale (Abb. 1) von dorsal betrachtet nach caudal direkt an das Frontale an. Der orbitale Anteil ist nach medial gewölbt. Außer der Naht zum Frontale hat das Parietale Verbindungen zum Squamosum, zum Alisphenoid und zum Orbitosphenoid. Im caudalen Bereich des Parietale ist ein Interparietale deutlich zu erkennen (vgl. Abschnitt 3.4.11.). Bei *Macroscelides proboscideus* sind die Parietalia nach rostral verschoben, da sich die stark ausgebildeten, nach dorsal aufwölbenden Teile des Squamosum zwischen die Parietalia und die Occipitalia schieben. Bei den vorliegenden *Macroscelides*-Stadien beginnt die Ossifikation des caudalen Parietale von medial und lateral. Es ist schon beim jüngsten *Macroscelides*-Embryo (Nr. 1) teilweise verknöchert.

3.4.7 Dentale

Das Dentale (Abb. 5a, 19) enthält unter anderem die Alveolen für die Zähne des Unterkiefers. Es hat eine gelenkige Verbindung zum Squamosum. Im Bezug zur Kauebene liegt das Kiefergelenk der Macroscelidea sehr hoch. Der Unterkiefer von *Macroscelides proboscideus* (Abb. 5a, 5b) besitzt einen kurzen, häkchenförmigen Coronoidfortsatz, der sich etwa auf einer Ebene mit dem Processus articularis befindet. Bei allen Sengis laufen sowohl der Processus angularis als auch der Processus coronoideus spitz zu. Der Processus coronoideus ist bei allen *Elephantulus*-Arten kräftiger ausgebildet als bei *Macroscelides proboscideus* und bietet so einen stärkeren Ansatz für die Kaumuskulatur. Der Processus angularis ist sichelförmig und im Vergleich zu *Elephantulus* relativ dünn. Die Spitze des Processus angularis endet bei allen Sengis-Arten auf Höhe der Kauebene. Ihr Abstand zur Spitze der Fossa coronoidea entspricht etwa der Breite dieser Fossa.

3.4.8 Palatinum

Gemeinsam mit dem Maxillare bildet das Palatinum (Abb. 2, 19) die knöcherne Begrenzung der Nasen- und Mundhöhle. Außerdem stützt es den caudalen Teil des Palatum durum. Im Verhältnis zum Maxillare reicht es weiter nach caudal. Es ist bei den adulten Macroscelidinae stark fenestriert. Bei allen Macroscelidinae reichen die Foramina incisiva nach caudal über die Naht zwischen Praemaxillare und Maxillare hinaus. Das Foramen palatinum majorus (Abb. 2)

ist breit und fenestriert etwa zwei Drittel des Palatinum in diesem Bereich. Dem gegenüber ist das Foramen palatinum minus (Abb. 2) schmal und nur etwa halb so breit, kann sich aber mit den Foramina des Pterygoid verbinden. Bei den Rhynchocyoninae hingegen besteht weder eine Fenestrierung des Palatinum noch des Praemaxillare oder des Maxillare.

Das Palatinum verknöchert früh in der Ontogenese von *Macroscelides proboscideus*. Schon das Embryonalstadium (Nr. 1) besitzt ein fast vollständig ossifiziertes Palatinum. Die Laminae horizontales des rechten und linken Palatinum sind in diesem Stadium noch nicht miteinander verbunden, während bei Individuum Nr. 3 eine deutliche Suture zwischen beiden nachweisbar ist. Das Palatinum der Macroscelidinae ist schon in diesem Stadium in seinem caudalen Bereich breiter als im rostralen Abschnitt.

Bei *Orycteropus afer*, *Petrodromus tetradactylus* und den Rhynchocyoninae hat es einen großen Anteil an der Bildung der Augenkapsel. In diesem Bereich liegt es zwischen dem Frontale und dem Maxillare, so dass sich hier beide Knochen nicht berühren (vgl. Abschnitt 3.2.3.).

3.4.9 Arcus zygomaticus

Alle Macroscelidea besitzen einen kräftig ausgebildeten, geschlossenen Jochbogen (Abb. 5a, 5c), der aus dem Processus zygomaticus des Maxillare, dem Processus zygomaticus des Squamosum und dem Jugale besteht. Bei *Macroscelides proboscideus* ist der Processus zygomaticus des Maxillare so lang, dass er caudal erst nahe der Spitze des Processus zygomaticus squamosi endet. Zwischen beiden Knochen befindet sich das Jugale. Der Arcus zygomaticus beschreibt einen ausladenden Bogen um die Augenhöhle, die nicht durch eine Postorbitalspanne nach caudal abgeschlossen ist. Sowohl sein rostraler Ansatz als auch seine caudale Grenze liegen jeweils etwa in Höhe des größten Durchmessers der Augenhöhle. Innerhalb der Macroscelidea bestehen große Unterschiede bezüglich seines Anstiegs nach rostro-caudal. Während der Jochbogen bei den Rhynchocyoninae fast waagrecht verläuft, steigt er bei den Macroscelidinae in rostro-caudaler Richtung nach dorsal an. Auch bei den Orycteropodidae verläuft der Arcus zygomaticus fast vollständig horizontal. Am mazerierten Schädel von *Macroscelides proboscideus* endet die Verbindung des Jugale mit dem Maxillare am ersten oberen Molar.

Das Jugale bildet mehr als die Hälfte des gesamten Jochbogens bei *Macroscelides proboscideus*. Bei den untersuchten *Elephantulus*-Arten ist das Jugale im Verhältnis zum Arcus zygomaticus kürzer. Am rostralen Ende überlagert es den dorsalen Rand des Maxillare und zieht zum Lacrimale, mit welchem es sich verbindet und so die Orbita knöchern umschließt. Das

Jugale geht am caudalen Ende eine breite Verbindung mit dem Processus zygomaticus des Squamosum ein. Bei allen untersuchten Individuen ist diese stützende Verlängerung des Jugale flach und endet caudal hinter der Sutura lambdoidea. Das Jugale ist höher als breit und sowohl an der lateralen als auch an der medialen Seite abgeflacht. Sowohl der Processus zygomaticus des Squamosum als auch der des Maxillare ragen weiter nach lateral als das Jugale. Die Naht zwischen dem Squamosum und dem Jugale verläuft rostro-caudal waagrecht. Auf dem Os temporale wird bei Rhynchocyoninae der Jochbogen gerade nach dorsal verlängert und erscheint als kräftig ausgebildete Erhebung, die sich direkt mit der Sutura lambdoidea verbindet.

3.4.10 Ectotympanicum

Das Ectotympanicum (Abb. 3, 5a, 31) ist bei den Macroscelidea ein nicht geschlossener Ring, an dem das Trommelfell fixiert ist. Es verknöchert früh in der Ontogenese. Das Ectotympanicum liegt schon im Stadium 2 teilweise verknöchert vor. Im Verlauf der Entwicklung geht es eine enge Verbindung mit dem Alisphenoid ein. Das Ectotympanicum von *Macroscelides proboscideus* hat im Vergleich zu dem aller anderen Sengis einen größeren Querschnitt. Bei *Elephantulus spec.* hat es eine breite Verbindung mit dem Processus tympanicus des Alisphenoid und dem caudalen Entotympanicum.

Der Durchmesser des Tympanicum (Abb. 8b, 29) ist im Verhältnis zum restlichen *Macroscelides*-Kopf sehr groß. Es überdeckt einen großen Teil der lateralen Mittelohrkapsel. Die beiden Hörner des Ectotympanicum behalten bis zu ihrem distalen Abschluss die gleiche medio-laterale Ausdehnung bei, laufen aber in rostro-caudaler Richtung spitz zu. Aus rostraler Sicht endet das posteriore Horn nur wenig ventral des anterioren Horns, so dass die Lücke zwischen beiden fast vollständig caudal liegt. Das Ectotympanicum ist in Bezug auf die Basis um etwa 36° nach lateral geneigt, so dass die Öffnung nach lateral gerichtet ist und die Basis medial liegt. Im caudalen Bereich wird das Ectotympanicum teilweise vom caudalen Processus des Petrosus überlagert, so entsteht in diesem Bereich die doppelte Wand der Mittelohrkapsel.

3.4.11 Interparietale

Die Macroscelidinae besitzen ein Interparietale (Abb. 1). Dieser trapezförmige Knochen (im rostralen Teil schmal und zum Occipitale hin breiter werdend) verwächst mit dem Parietale. An älteren mazerierten Schädeln ist die Naht dieses Knochens mit dem Parietale kaum noch zu erkennen. Beim Individuum Nr. 3 ist das Interparietale schon verknöchert, die Suturen zum

Parietale sind aber noch deutlich erkennbar. Ein dreieckiges Interparietale lässt sich auch an Schädeln von *Rhynchocyon* feststellen.

3.5 Arteriell System

In diesem Abschnitt wird der Verlauf der Arterien im Bereich der Regio otica beschrieben. Die Befunde wurden am Tier Nr. 3 erhoben und durch Untersuchungen der anderen Ontogenesestadien ergänzt.

Die Arteria carotis communis verläuft ventral des Cranium nach rostral. Sie gabelt sich in Höhe der Fissura metotica in die Arteria carotis interna und die Arteria carotis externa auf. Von der Arteria carotis interna (Abb. 8b, 30) zweigt die Arteria stapediale (Abb. 34) ab, die sich wiederum in einen Ramus infraorbitalis und einen Ramus supraorbitalis aufspaltet. Der Arteria carotis externa entspringen nacheinander die Arteria lingualis und die Arteria facialis und in ihrem weiteren Verlauf der Ramus mandibularis.

Die Arteria carotis interna tritt durch das Foramen caroticum posterius in die Bulla tympanica ein. Dieses Foramen liegt bei allen Stadien von *Macroscelides proboscideus* in der Suture zwischen dem Petrosum und dem caudalen Entotympanicum. Bei Adulti von *Macroscelides proboscideus* und *Elephantulus spec.* verlagert sich die Arterie dann weiter nach lateral und ist weiterhin vollständig von Knochen umschlossen. Innerhalb der Bulla gibt sie die Arteria stapediale (Abb. 36f) ab, die dann gestreckt nach dorsal durch den Stapes hindurch zieht. Am caudalen Ende der Cochlea verlässt die Arteria stapediale die Bulla tympanica. Caudal des Durchtritts durch die Bulla bildet diese Arterie den Ramus inferior, der medial in das Cavum cranii eintritt, und den Ramus superior, der lateral in Richtung Parietale verläuft. Die Arteria carotis interna verläuft lateral der Cochlea und verlässt die Bulla medio-caudal am rostralen Ende der Cochleaspitze durch das Foramen caroticum.

3.6 Computergestützte 3D-Rekonstruktion

Bei der Untersuchung histologischer Schnittserien geht die Räumlichkeit des anatomischen Gesamtpräparats verloren. Erst ein Modell ermöglicht es, den Verlust einer räumlichen Vorstellung der Strukturen zu vermeiden. Nur mit Hilfe des Modells ist es möglich, die Anatomie beschriebener Strukturen im Zusammenhang zum gesamten Kopf von *Macroscelides proboscideus* darzustellen.

Besonders deutlich wird die Notwendigkeit einer dreidimensionalen Darstellung bei der Beurteilung von Länge, Verlauf, Form und Lage kompliziert strukturierter Bereiche, wie der Zona

anularis, der Turbinalia, der Zähne, der Gehörknöchelchen sowie der Bogengänge und beim Verfolgen von Nerven und Gefäßen durch das gesamte Präparat.

So konnte vor allem sowohl die genaue Stellung der Bogengänge zu einander vermessen, als auch Existenz und Form der Cartilago lateralis ermittelt werden. Die Interpretation der histologischen Schnittserien am Computer kann als wesentliche Ergänzung zur Betrachtung der Einzelschnitte unter dem Mikroskop angesehen werden. Die Alignierung der gesamten Schnittserie erleichtert das Homologisieren, das Bestimmen der Ausdehnung sowie die Identifikation angrenzender Strukturen.

Um die Entwicklungen einzelner Stadien zu vergleichen lassen sich 3D-Modelle überlagern und Veränderungen in der Ontogenese verdeutlichen (die Abbildung 4 stellt als Beispiel eine Überlagerung der Abbildungen eines 2 Tage alten Stadiums (Nr. 3) mit einem adulten Schädel dar).

4 Diskussion und phylogenetisch-systematische Auswertung der Befunde

Für die phylogenetische Einordnung der erhobenen Befunde wurde in dieser Arbeit das von Douady (2001) vorgestellte Cladogramm für die Macroscelidea zu Grunde gelegt. Die bei eigenen Untersuchungen erhobenen Befunde an Sengis wurden untereinander und mit möglichen Adelphotaxa verglichen. Dabei wurden die Cladogramme von Seiffert (2007), Madsen (2003), Hallström et al. (2007) und anderen als Grundlage genommen, wo die Tubulidentata als Schwestergruppe der Macroscelidea betrachtet werden, die Tethytheria als Schwestergruppe dieser beiden Gruppen angeführt werden und die Xenarthra als Adelphoptaxon den Afrotheria gegenübergestellt werden. Die in der Literatur zur Craniologie der Macroscelidea, Afrotheria und anderer Gruppen beschriebenen Befunde sind unter besonderer Berücksichtigung der unterschiedlichen Ontogenesestadien mit den eigenen Untersuchungsergebnissen verglichen und bewertet worden.

Obwohl mit der vorliegenden Arbeit die Frage der phylogenetischen Position der Sengis nicht abschließend geklärt werden kann, wurden am untersuchten Material craniale Merkmale gefunden, die die Ergebnisse und Schlussfolgerungen der zugrunde gelegten Taxonomie unterstützen.

4.1 Regio ethmoidalis

Das verlängerte Rostrum der Sengis weist auf die phylogenetisch basale Position innerhalb des Stammbaums der Mammalia hin (Maier, 2002). Gerade in diesem Bereich lassen sich an Hand des Rhinarium und des Knorpelskeletts wichtige systematische Merkmale für eine nähere Bestimmung der Position der Macroscelidea im Stammbaum der Afrotheria finden.

4.1.1 Knorpelige Nasenkapsel

Das vordere bewegliche Ende der Nase der Sengis ist knorpelig ausgebildet. Es ist schon bei sehr jungen Embryonen deutlich sichtbar (Du Toit, 1942). Winge (1941) beschreibt die unverknöcherten, aber knorpeligen Elemente des Rostralorgans als plesiomorphes Merkmal. Bei Gregory (1910) findet sich die Angabe, dass ein langes knorpeliges Rostralorgan als plesiomorphes „Insectivora“-Merkmal gelten kann. Dies bestätigt auch Weber (1928), der für *Petrodromus tetradactylus* die „Schnauze als rüsselartig verlängert“ beschreibt. Die Capsula

olfactoria ist bei allen Sengis in rostro-caudaler Richtung kürzer als die Gehirnkapsel (Butler, 1956). Parker (1885) stellt fest, dass der knorpelige Teil des Rostralorgans von *Elephantulus spec.* aus 30 Doppelringen besteht. Diese Ringstruktur kann an Hand des hier verfügbaren Materials nicht bestätigt werden. Bei *Macroscelides proboscideus* ist dieser aus Knorpelringen bestehende Aufbau nicht zu beobachten. Vielmehr sind unregelmäßig knorpelige Lücken zu finden, die als notwendig für die Beweglichkeit des rostralen Teils der Nase interpretiert werden. Sie befinden sich caudal der Zona anularis und rostral des Beginns des Nasale. Es soll nicht unerwähnt bleiben, dass bei sehr jungen Embryonen (Individuum Nr. 1) besonders in den Zonen der späteren Fenestration das Wachstum des Knorpels unregelmäßig ist, so dass an diesen Stellen Lücken im Knorpel auftreten können. Der Grad der Knorpelresorption hängt stark vom Alter ab.

Der „Rüssel“ von Elefanten ist grundsätzlich anders gestaltet. Früh in der Ontogenese wächst er mit der Oberlippe (Fischer, 1987). Das Rostralorgan der Macroscelidea hingegen ist nur aus Teilen der Nase entstanden. Der Muskelschlauch des Elefantenrüssels hat kein Riechepithel (Winge 1941), Muskelfasern durchziehen ihn längs, zirkulär und schräg. Ihm fehlt jegliches knöchernes oder knorpeliges Stützgerüst (Martin, 2004). Auch die Funktion des „Rüssels“ ist bei den Proboscidea eine andere als bei den Sengis. Die Proboscidea nutzen ihren „Rüssel“ zum Beispiel beim Trinken, zur Erzeugung von Lauten und zur grob- sowie feinmotorischen Manipulation ihrer Umwelt (Martin, 2004).

In der Literatur finden sich nur wenige detaillierte Befunde zur Anatomie des „Rüssels“ der Tubulidentata. Bei den Sirenia scheint laut Whidden (2002) die Muskulatur auf die aquatische Nahrungsaufnahme spezialisiert zu sein.

Die oben beschriebenen Unterschiede im Aufbau und in der Funktion des Rostralorgans der Macroscelidea und der Proboscidea begründen unter anderem die hier vertretene Meinung, dass die Trivialnamen „Elephant-shrew“ und „Elefanten-Spitzmaus“ irreführend sind und durch den Begriff Sengis ersetzt werden sollten.

Wie schon Zeller (1987) feststellt, sind Art und Zeitpunkt der Chondrifikation des Nasenskeletts interspezifisch sehr variabel und lassen daher keine phylogenetischen Schlüsse zu. Die Abstände zwischen den Entwicklungsstadien der für diese Studie untersuchten Schnittserien waren zu groß, als dass eine phylogenetische Aussage bezüglich der ontogenetischen Entwicklung der knorpeligen Nasenkapsel für *Macroscelides proboscideus* möglich wäre.

Bei der Untersuchung verschiedener Ontogenesestadien von *Macroscelides proboscideus* war festzustellen, dass die Lokalisation der späteren Fenestration des Knorpels nicht vorherzusa-

gen ist. Ein phylogenetisches Merkmal lässt sich aus der Art der Fenestrierung nicht ableiten, da die individuellen Unterschiede zu groß sind. Jedoch deutet die Fenestrierung, die sowohl zwischen dem Tectum nasi und dem Septum nasi einerseits und dem Tectum nasi sowie dem Paries nasi andererseits auftritt, nach Du Toit (1942) auf ein „phylogenetisch ursprüngliches“ Merkmal hin. Weder sind der vorliegenden Literatur Hinweise auf ähnliche Fenestrierungen bei anderen Afrotheria zu entnehmen, noch lässt das zur Verfügung stehende Material anderer Arten Rückschlüsse auf Fenestrationen zu.

Die Beweglichkeit des „Rüssels“ der Proboscidea ist durch die ungewöhnlich stark ausgeprägten, in unterschiedliche Richtungen verlaufende Muskulatur gegeben, ohne dass distale Teile verknorpelt sind (Boas und Paulli, 1908; Bolk, 1917). Da sich die Anatomie des „Rüssels“ der Afrotheria (vgl. Abschnitt 4.1.12.), im Besonderen die Fenestration bei den Sengis und die Insertion der Muskeln dieser Taxa im Gegensatz zu anderen Afrotheria sehr stark unterscheidet, führt ein Vergleich der Strukturen in diesem Bereich innerhalb der Afrotheria zu keinen Merkmalen, die eine Monophylie der Afrotheria stützen.

4.1.2 Tectum nasi

Das Nasendach der Sengis hat eine besondere Bedeutung bei der Diskussion um die Schwestergruppe der Macroscelidea. Wie in dieser Untersuchung festgestellt wurde, ist das Tectum nasi der Sengis nicht durchgehend verknorpelt, sondern weist Unterbrechungen auf. Du Toit (1942) beschreibt für einen *Elephantulus*-Embryo mit 17 mm SSL noch ein vollständiges Tectum nasi. In der späteren Ontogenese kommt es zu einer Knorpelresorption, die zu Unterbrechungen in der Knorpelstruktur des Rostralorgans führt. Bis auf den Bereich der Zona anularris, der in jedem Stadium und bei jeder Art innerhalb der Macroscelidea eine vollständig geschlossene Knorpelröhre bildet, ist das Tectum nasi mit einer unterschiedlichen Anzahl von Knorpellücken durchsetzt. Wie sich aus den vorliegenden Ergebnissen und den Überlegungen von Whidden (2002) über Macroscelidea ergibt, dienen die Abschnitte ohne Verknorpelung der Beweglichkeit des Rostralorgans. In der vorliegenden Literatur werden weder bei *Orycteropus afer* (z.B. Le Gros Clark, 1926; Stöbel, 2007) noch anderen Vertretern der Afrotheria (z. B. Springer, 1997; Douady, 2001) Knorpellücken des Tectum nasi erwähnt. Es ist davon auszugehen, dass die beschriebene durch Knorpelresorption entstehende Fenestrierung des Rostralorgans der Macroscelidinae innerhalb der Afrotheria einzigartig ist und als Apomorphie gelten kann.

4.1.3 Paries nasi

Die knorpeligen Seitenwände des Rostralorgans dienen als laterale Stützelemente dieses sehr beweglichen Organs. Die dargestellten Knorpellücken des Paries nasi wurden bisher nur von Kratzing und Woodall (1988) beschrieben. Wie Maier (2002) für *Neomys fodiens* und *Sorex araneus* darlegt, gibt es in Taxa mit verlängertem Rostralorgan unterschiedliche Möglichkeiten, die Beweglichkeit dieses Organs zu realisieren. Er beschreibt für die Soriciden einen Retraktionsmechanismus, der bei Macrosceliden nicht existiert. Bei den Sengis sind hierfür die Knorpellücken von entscheidender Bedeutung. Die bisher nicht beschriebenen Lücken im Tectum nasi (vgl. Abschnitt 4.1.2.) führen gemeinsam mit den bekannten Knorpellücken des Paries nasi (Kratzing und Woodall, 1988) zu der besonderen Beweglichkeit des Rostralorgans. In der vorliegenden Literatur wurden entsprechende Knorpellücken jedoch nicht für andere Gruppen der Afrotheria beschrieben. Daher wird hier davon ausgegangen, dass diese Knorpellücken des Paries nasi innerhalb der Afrotheria bei den Macroscelidea eine Autapomorphie sind.

4.1.4 Septum nasi

Das Septum nasi der Macroscelidea zeigt in seinem allgemeinen Aufbau und seiner ontogenetischen Entwicklung Grundmustermerkmale der Plazentalier. Die in rostro-caudaler Richtung komplett durchgehende Trennwand zwischen den beiden Nasengängen bei den Macroscelidea hat im caudalen Bereich stellenweise keine Verbindung mit dem Tectum nasi und dem Paries nasi (Individuen Nr. 3 und Nr. 4). In der für diese Arbeit vorliegenden Literatur wird keine Unterbrechung der Verbindung zwischen Tectum nasi und Septum nasi für die Macroscelidea oder die Orycteropodidae beschrieben (z.B. Le Gros Clark, 1926; Asher, 2003; Stöbel, 2007). Dies ist für *Macroscelides proboscideus* ein neu beschriebenes Merkmal. Auf Grund des ähnlichen Aufbaus des Rostralorgans von *Macroscelides proboscideus* und *Elephantulus spec.* könnte man annehmen, dass auch bei den letztgenannten Knorpellücken auftreten. Diese Vermutung konnte bisher aber nicht bestätigt werden, da Originalmaterial für eine derartige Untersuchung nicht zur Verfügung steht.

Weitere Untersuchungen müssen klären, ob dieses Merkmal für alle Sengis und auch bei den Rhynchocyoninae und anderen Afrotheria auftritt.

4.1.5 Lamina cribrosa

Die Lamina cribrosa bildet den subcerebralen Teil des Tectum nasi (Gaupp, 1900; Voit, 1909; Zeller, 1983) und ist als sekundärer Boden des Cavum cranii anzusehen (Kuhn, 1971). Sie entwickelt sich in der Ontogenese vieler Säugetiere erst spät (Zeller, 1988). Die Lamina cribrosa reicht laut Butler (1956) bei *Petrodromus tetradactylus* und den Rhynchocyoninae nicht weiter nach caudal als bis zu dem vorderen Rand der Orbita. Vertreter von *Macroscelides proboscideus* wurden von ihm nicht berücksichtigt.

Mit den hier untersuchten Präparaten von *Macroscelides proboscideus* lässt sich dieser Befund jedoch nicht bestätigen. Aus den Schnittserien der untersuchten Individuen ergibt sich, dass die letzten caudalen Ausläufer der Fila olfactoria noch bis zum Austritt des Nervus opticus aus der Augenhöhle sichtbar sind und die Lamina cribrosa bei *Macroscelides proboscideus* caudal der Orbitamitte endet. Damit ergeben sich stark voneinander abweichende Befunde für verschiedene Vertreter der Macroscelidea. Deshalb kann an dieser Stelle keine endgültige Aussage bezüglich einer für die gesamte Gruppe der Sengis geltenden anatomischen Gegebenheit der Lamina cribrosa getroffen werden. Weitere Untersuchungen können klären, ob Butlers Befunde für *Petrodromus tetradactylus* und die Rhynchocyoninae auch für *Elephantulus*-Arten und *Orycteropus afer* Bestätigung finden. Erst mit weiteren Befunden ist eine phylogenetische Bewertung dieses Merkmals für die Macroscelidea und für die Afrotheria möglich.

4.1.6 Lamina transversalis anterior et posterior

Bei allen Säugetieren ist die Lamina transversalis anterior vorhanden. Bei den meisten Säugetiertaxa ist sie lateral mit dem Paries nasi und medial mit dem Septum nasi verbunden. Schliemann (1987) nennt dies einen plesiomorphen Zustand der Theria. Innerhalb der Eutheria gibt es eine sehr breite Variabilität der Verbindung der Lamina transversalis anterior mit anderen Elementen. Bei den Macroscelidinae bildet die Lamina transversalis anterior den langen Boden des „Rüssels“, sie ist lateral mit dem Paries nasi und medial mit dem Septum nasi verbunden. Dadurch bildet sich die Zona anularis. Bei den Cetacea und den Sirenia ist die Lamina transversalis anterior sehr stark reduziert (Schliemann, 1987). Die flache, horizontale Lamina transversalis anterior ist ein plesiomorphes Merkmal der Plazentalia und wird häufig bei Säugetieren gefunden, die sich phylogenetisch früh abgespalten haben (Maier, 1993). Die Lamina transversalis posterior ist ein Grundmustermerkmal der Säugetiere und bildet den caudalen Abschnitt des Solum nasi (Zeller, 1983). Bei den meisten Säugern liegt sie dem Sep-

tum nasi an, kann aber wie bei den Macroscelidea und Manidae sekundär mit ihr verschmelzen (Gaupp, 1908). Wie du Toit (1942) für *Elephantulus* spec. beschreibt und in der vorliegenden Untersuchung für *Macroscelides proboscideus* bestätigt werden kann, befindet sich die Lamina transversalis posterior in embryonalen Stadien der Macroscelidinae ein wenig rostral der Cupula nasi posterior und ist am 2 Tage alten Exemplar (Nr. 3) mit ihr verschmolzen. Ihre Fusion mit dem Septum nasi ist also ein plesiomorpher Zustand innerhalb der Plazentalia und damit als Merkmal für die phylogenetische Einordnung der Macroscelidea in den Stammbaum der Afrotheria nicht zu verwenden.

4.1.7 Cartilago paraseptalis

Die wenigstens zum Teil röhrenförmige Cartilago paraseptalis communis, die das Jacobsonsche Organ teilweise umschließt und von der Lamina transversalis anterior bis zur Lamina transversalis posterior reicht, wird als ein plesiomorphes Merkmal der Säugetiere angesehen (Kuhn, 1971; Zeller, 1987). Auch bei Taxa mit reduziertem Jacobsonischen Organ, wie z.B. bei den Cetacea, ist die Cartilago paraseptalis vorhanden (Schliemann, 1987).

Für die Macroscelidea wurde ein einheitliches Grundmuster der Cartilago paraseptalis, der wenig von dem anderer Plazentalia mit verlängerter Nase abweicht, beschrieben (Parker, 1885). Dies konnte bei den hier untersuchten Vertretern der Macroscelidea bestätigt werden. Schmitz (1994) beschreibt für *Rhynchocyon* spec. eine rostrale Verbindung zwischen der Cartilago paraseptalis und der Lamina transversalis anterior. Ausserdem stellt er fest, dass bei *Elephantulus* spec. und *Rhynchocyon* spec. die Höhe der medialen Kante der Cartilago paraseptalis, die der lateralen Einrollung um ein Vielfaches überragt. Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen diesen Befund auch für *Macroscelides proboscideus*. Diese sehr hohe mediale Leiste findet sich sowohl bei *Chrysochloris* spec. als auch bei anderen Gruppen plazentaler Säuger. Für die Tubulidentata findet sich in der vorliegenden Literatur keine Beschreibung der Cartilago paraseptalis und es stand kein Material für diese Untersuchung zur Verfügung, daher kann an dieser Stelle keine Aussage über die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmals für die Macroscelidea getroffen werden.

4.1.8 Ductus nasolacimalis

Cox (2006) beschreibt, dass bei den Sirenia und den Proboscidea ein Ductus nasolacimalis, der bei allen anderen Afrotheria vorhanden ist, fehlt. Da er auch bei den Tubulidentata vor-

handen ist, kann das Vorhandensein eines Ductus nasolacimalis für die Macroscelidea als plesiomorph betrachtet werden sein.

Die Mündungsstelle des Ductus nasolacimalis in das Vestibulum nasi liegt laut Zeller (1983) im ursprünglichen Zustand ventral des Marginoturbinale im Bereich der Fenestra narina zwischen Processus alaris superior und Lamina transversalis anterior. Bei *Orycteropus afer* beschreibt Stöbel (2007) die Mündung des Ductus nasolacimalis ventral des Marginoturbinale im Bereich des Processus atrioturbinalis anterior. Dies gilt auch für *Elephantulus myurus*, wie den Abbildungen von Du Toit (1942) zu entnehmen ist. Dieser Befund wird durch die vorliegenden Untersuchungen auch für *Macroscelides proboscideus* bestätigt. Damit verfügen nachweislich zumindest zwei Gruppen der Afrotheria über eine Mündung des Ductus nasolacimalis, die dem von Zeller (1983) beschriebenen ursprünglichen Zustand nahe kommt.

Die orbitale Position des Foramen lacimalis ist bei den Macroscelidea apomorph, da es bei den Orycteropodidae eine faciale Position besitzt. Bei den Vertretern der Afrotheria, bei denen der Ductus nasolacimalis vorhanden ist, können sein Aufbau, seine Form und seine Funktion als plesiomorph gelten (vgl. Cox, 2006).

4.1.9 Jacobsonsches Organ

Viele Säugetiere besitzen ein Organon vomeronasalis. Dieses weist bei den Sengis keine besonderen Abweichungen zu anderen Säugern auf, wie auch schon Broom (1902) und Wöhrmann-Repenning (1987) feststellen. Für die Macroscelidea beschreibt Gregory (1910) das Jacobsonsche Organ als vergleichbar mit dem der Marsupialia. Auch Broom (1902) beschreibt, dass bei den Macroscelidea der Aufbau dieses Organs den Typ der Marsupialia beibehält. Dieser Vergleich ist allerdings aus heutiger phylogenetischer Sicht wenig hilfreich und in der vorliegenden Arbeit wurden keine eigenen Daten zum Aufbau des Jacobsonschen Organs erhoben, so dass hier keine phylogenetische Bewertung dieser Struktur möglich ist. Als Grundplanmerkmal der Theria wird von einigen Autoren die Mündung des Jacobsonschen Organs direkt in den Ductus nasopalatinus gewertet (Zeller, 1983; Wöhrmann-Repenning, 1984; Maier, 1991; Giere et al., 1999). Im Gegensatz dazu mündet bei allen Macroscelidinae die Öffnung des Jacobsonschen Organs caudal der Öffnung des Ductus nasopalatinus: Der von Wöhrmann-Repenning (1987) für *Elephantulus spec.* dargestellte Befund, dass sich das Jacobsonsche Organ caudal des Ductus nasopalatinus in das Cavum nasi öffnet, kann durch die vorliegende Untersuchung auch für *Macroscelides proboscideus* bestätigt werden.

Auf Grund der Rückbildung des gesamten Geruchsorgans bei den Sirenia (Matthes, 1921) und den Cetacea (Göbbel et al., 2004) als Anpassung an das Leben im Wasser, ist nach Genschow (1934) das Vomeronasalorgan bei diesen Taxa vollständig reduziert. Eigene Befunde wurden diesbezüglich nicht erhoben. Es lässt sich allerdings ableiten, dass das Vorhandensein, wenigstens zeitweise während der Ontogenese, dieses Organs für alle Afrotheria plesiomorph ist. Bei allen untersuchten Schnittserien der Macroscelidea findet sich ein „Outer Bar“. Dieses Knorpelstück wurde zuerst von Broom (1897) für verschiedene Säugertaxa beschrieben und benannt. 1902 wies Broom die Existenz des „Outer Bar“ auch für die Macroscelidea nach. Damit liegen drei Befunde vor, die laut Wöhrmann-Repenning (1987) für Säugetiere basaler Abzweigungen typisch sind:

1. eine unverzweigte Cartilago paraseptalis (vgl. Abschnitt 4.1.7.), die homokontinuierlich in die Lamina transversalis anterior übergeht;
2. eine dorsal des Ductus nasopalatinus liegende Öffnung des Vomeronasalorgans;
3. das Vorhandensein eines „Outer Bar“.

Broom (1896) vergleicht die Ausbildung des „Outer Bar“ und die Lage der Einmündungsstelle des Jacobsonschen Organs bei *Orycteropus afer* mit denen bei den Marsupialia und kommt zu dem Schluss, dass die Abspaltung der Orycteropodidae von allen anderen Säugern sehr früh stattgefunden hat. Da hier davon ausgegangen wird, dass die Tubulidentata und die Macroscelidea Schwestergruppen sind, ist der Gedanke von Matthes (1923) gestützt, der von einer sehr basalen Abzweigung der Macroscelidea innerhalb der Plazentalia ausgeht, so dass man dies als Bestätigung für die heutige Einordnung der Sengis in die Afrotheria verstehen kann.

4.1.10 Cartilago lateralis

Mit der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass *Macroscelides proboscideus* einen Knorpel besitzt, der die Knickungszone des Rostralorgans lateral und etwas ventral flankiert. Die Schnittserie von *Elephantulus myurus* (Nr. 6) zeigt einen vergleichbaren Knorpel. Er dient bei beiden Arten als Ansatzstelle für den Musculus maxillo-labialis ventralis. Bei den anderen Schnittserien hat dieser Muskel seinen Ursprung caudal der Nares.

Die Cartilago lateralis fehlt bei einigen der untersuchten *Elephantulus*-Arten. Erwähnung findet die Cartilago lateralis bei Kratzing und Woodall (1988) bei ihren Untersuchungen an *Elephantulus brachyrhynchus*. Beide Autoren messen diesem Knorpel wenig Bedeutung bei. Whidden (2002) wiederum geht gar nicht auf die Ansatzstelle des Musculus maxillo-labialis ventralis bei *Macroscelides proboscideus* ein. Im Vergleich mit den Tubulidentata scheint die-

ser Muskel weniger breit gefächert an der Nasenspitze anzusetzen (vgl. Whidden, 2002) als bei den Macroscelidea. Damit unterscheidet sich der Aufbau des Rostralorgans von *Macroscelides proboscideus* und *Elephantulus myurus* von dem der Orycteropodidae. Ergänzend zu den Untersuchungen von Kratzing und Woodall (1988) konnte in der vorliegenden Arbeit die Cartilago lateralis für *Macroscelides proboscideus* beschrieben und rekonstruiert werden. Auf Grund dieser Befunde ist davon auszugehen, dass dieser Knorpel auch bei anderen *Elephantulus*-Arten vorkommt. Nach den vorliegenden Ergebnissen wird angenommen, dass das Vorhandensein der Cartilago lateralis der Macroscelidinae apomorph innerhalb der Afrotheria ist. Für eine Bestätigung dieser Vermutung müssen weitere Arten der Macroscelidea untersucht werden. Sollte aber bei allen Macroscelidea ein paariger Cartilago lateralis vorliegen, an dem der Musculus maxillo-labialis ventralis seinen rostralen Ansatz hat, der nach den Beschreibungen von Whidden (2002) bei den Tubulidentata nicht ausgebildet ist, wäre dies möglicherweise eine Autapomorphie der Macroscelidea.

4.1.11 Cavum nasi

Für die Kommunikation und Orientierung der Sengis hat der Geruchssinn und damit die Anatomie des Nasenbinnenraumes eine besondere Bedeutung. Dies wird unter anderem durch ein großes Cortexareal für den Geruchssinn unterstrichen (Dengler-Crish, 2006). Die frühe Ausprägung der Turbinalia innerhalb der Ontogenese und die teilweise Ossifikation weisen auf die funktionelle Bedeutung dieses Sinnes für die Macroscelidea hin. Sowohl die Auskleidung des Nasenbinnenraumes mit Epithel als auch Anzahl und Form der Turbinalia entsprechen bei den Macroscelidea denen anderer makrosmatischer Säugetiere (Mess, 1997), wie zum Beispiel den Tubulidentata (Stöbel, 2007). Allerdings findet sich bei den hier untersuchten *Macroscelides*-Stadien kein Septoturbinale wie es Wöhrmann-Repenning (1987) für *Elephantulus spec.* beschreibt. Die Anpassung der Sirenia an das Leben im Wasser führte zu einer weitgehenden Reduktion der Turbinalia (Matthes, 1921), so dass an ihnen kein Vergleich mit den Macroscelidea oder mit anderen Afrotheria möglich ist.

Die von Voit (1909) und Reinbach (1952) verwendeten Termini für den Bereich lateral der Lamina semicircularis umfassen nicht immer homologe Räume. Eine Diskussion zur Terminologie des durch die Lamina semicircularis abgegrenzten und durch die Frontoturbinalia untergliederten Raumes findet sich bei Zeller (1983).

4.1.12 Muskeln des Rostralorgans

Alle Sengis haben ein Rostralorgan, das sich, wie bereits dargelegt, durch drei Muskeln bewegen lässt. Whidden (2002) vermutet, dass der *Musculus maxillo-labialis ventralis* und der *Musculus maxillo-labialis dorsalis* aus dem *Musculus maxillo-labialis*, wie er bei vielen Eutheria vorhanden ist, hervorgehen. Damit scheint das verlängerte Rostralorgan mit zwei Muskeln ein Merkmal für die Gruppen basaler Abzweigungen innerhalb der Eutheria zu sein. Die Ansatzstelle des *Musculus maxillo-labialis ventralis* an der *Cartilago lateralis* der *Macroscelidea* wurde von Whidden (2002) nicht berücksichtigt. Bei den hier untersuchten Stadien von *Macroscelides proboscideus* kann eindeutig eine *Cartilago lateralis* identifiziert werden, an der dieser Muskel seinen rostralen Ansatz hat. Whidden erwähnt diesen Knorpel nicht. Kratzing und Woodall (1988) beschreiben die Ansatzstelle des Muskels an dem von ihnen bezeichneten „lateral cartilage“ bei *Elephantulus myurus* und *Elephantulus brachyrhynchus*. Für die erstgenannte Art können die Befunde an Hand der Schnittserie von Individuum Nr. 6 bestätigt werden.

Bei den *Macroscelidinae* scheint das Rostrum im Vergleich mit den *Rhynchocyoninae* und *Orycteropus afer* (*Orycteropodidae*) reduziert zu sein. Im Verhältnis zum restlichen Kopf ist es bei den *Macroscelidinae* kürzer, und die Muskeln sind weniger kräftig ausgebildet. Die *Orycteropodidae* nutzen im Gegensatz zu den *Macroscelidea* das Rostralorgan auch zum Graben. Vergleicht man außerdem die Länge des „Rüssels“ und die Ausbildung der Muskulatur mit denen bei den Proboscidea (vgl. Abschnitt 4.1.1.) und der an das Leben im Wasser angepasste Nasalregion der Sirenia, wird deutlich, dass das Vorhandensein eines verlängerten Rostrum bei Vertretern der Afrotheria entweder mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist oder sich so stark im Laufe der Evolution verändert hat, dass zusätzliche palaeontologische Untersuchungen phylogenetische Aussagen belegen könnten.

4.2 Regio orbitotemporalis

In dieser Region sind die plesiomorphen Merkmale bei allen Sengis gleich deutlich ausgeprägt (Broom, 1902). Ventral und ein wenig rostral zum Foramen opticum befindet sich das Foramen subopticum. Es führt zu einem venösen Kanal, der das Orbitosphenoid rostral des Gehirns durchbricht (vgl. Butler, 1956). Bei *Rhynchocyoninae* und *Petrodromus tetradactylus* kann das Foramen opticum mit dem Foramen subopticum verschmelzen (Broom, 1902), so dass bei diesen beiden Taxa die plesiomorphen Säugermerkmale deutlicher erscheinen. Innerhalb der Afrotheria ist das Vorhandensein eines Foramen subopticum als Autapomorphie der

Macroscelidea zu werten, da bei keinem anderen Taxon dieser Gruppe ein vergleichbares Foramen vorhanden ist (vgl. Cox, 2006). Für die Xenarthra finden sich weder bei Hallström et al. (2007) noch bei Carano & Wible (2006) Hinweise auf ein Foramen subopticum, so dass hier davon ausgegangen wird, dass für die Afrotheria das Fehlen des Foramen suboptium als plesiomorph gewertet werden. Bemerkenswert ist, dass kein Vertreter der Sengis einen Alisphenoidkanal besitzt (Gregory, 1910).

4.2.1 Cavum epiptericum und Hirnnerven

Wie von Gaupp (1902) angenommen und von Zeller (1989) bestätigt, kann das Ganglion trigeminale innerhalb des Cavum epiptericum als plesiomorphes Merkmal der plazentalen Säugetiere angesehen werden. Der Verlauf der Augenmuskelnerven innerhalb des Cavum epiptericum in Assoziation mit dem Nervus maxillaris bzw. dem Ganglion trigeminale ist ein bei Theria weit verbreiteter Zustand. Es wird angenommen (Gaupp, 1902; Giere, 2002), dass dies ein Merkmal im Grundplan der Eutheria darstellt.

Die Verschmelzung des Foramen rotundum mit der Fissura supraorbitalis, wie es bei *Macroscelides proboscideus* vorkommt, ist nach Starck (1979) der für alle Eutheria anzunehmende plesiomorphe gemeinsame Zustand. Die spätere Trennung fand mehrfach unabhängig voneinander statt. Wie auch in anderen Plazentaliergruppen finden sich innerhalb der Afrotheria Taxa mit einem deutlich abgrenzbaren Foramen rotundum. Beim Elefanten (Starck, 1979) und bei *Trichechus* (Asher, 2003) verläßt der Nervus maxillaris (V2) das Cranium durch diese separate Öffnung. Sowohl bei *Orycteropus afer* (Asher, 2003) als auch bei allen Macroscelidea ist kein separates Foramen rotundum zu finden. Damit liegen innerhalb der Afrotheria unterschiedliche Ausprägungen dieses Merkmals vor. Ausgehend von den Tubulidentata als Außengruppe der Sengis ist dies damit ein plesiomorphes Merkmal für die Macroscelidea.

Die Position der Fenestra rotunda petrosi weist innerhalb der Macroscelidea Unterschiede auf. Während es bei *Macroscelides proboscideus* nach posterior weist, ist es bei *Elephantulus* nach postero-lateral ausgerichtet (Asher, 2003). Bei Tanreks, *Manis*, *Orycteropus afer* und *Procavia* beobachtet man den gleichen Befund wie bei *Elephantulus*. Da sowohl bei den Tubulidentata als auch bei den Rhynchocyoninae eine postero-laterale Ausrichtung vorliegt, ist der Zustand, wie er bei *Macroscelides proboscideus* zu beobachten ist, innerhalb der Macroscelidea abgeleitet. Es bleibt zu untersuchen, ob bei anderen Afrotheria die Fenestra rotunda ebenfalls nach postero-lateral gerichtet ist.

4.2.2 Alisphenoid

Die dorsale und rostrale Wand des Cavum tympani wird bei *Macroscelides proboscideus* durch das pneumatisierte Alisphenoid gebildet. Entsprechend den vorliegenden Ergebnissen und den Befunden von Carlsson (1910) und van der Klaauw (1931) zeigen Rhynchocyoninae und Macroscelidinae ein in die Oticalregion vergrößertes Alisphenoid. Ein vergrößertes Alisphenoid, das sich an der Begrenzung der Bulla beteiligt, ist laut van der Klaauw (1931) ein marsupiales Grundplanmerkmal und auch auf den Abbildungen der Xenarthra bei Carano & Wible (2006) deutlich zu erkennen. Bei den Sengis ist zusammen mit dem Basisphenoid das Alisphenoid in Richtung des Cavum tympani verlängert (vgl. Asher, 2003). Das Cavum tympani ist bei *Elephas* so weit rostral und ventral des Alisphenoid elongiert, dass das Foramen ovale in ventraler Sicht nicht zu erkennen ist (van der Klaauw, 1931). Bei *Orycteropus afer* befindet sich das Alisphenoid nach van der Klaauw (1931) zwischen dem Tympanicum und dem Perioticum und beteiligt sich so an der Bildung des Cavum tympani. Nach den Beschreibungen von van Kampen (1905) hat das Alisphenoid von *Orycteropus afer* allerdings keinen Anteil am Sinus epitympanicus. Damit unterscheiden sich die Orycteropodidae auffallend von den Macroscelidea. Geht man davon aus, dass für alle Afrotheria ein vergrößertes, sich an der Bildung des Sinus epitympanicus beteiligendes Alisphenoid plesiomorph ist, müsste die Merkmalsausprägung der Tubulidentata als eine Apomorphie gewertet werden.

Eine phylogenetische Bewertung der hier vorgestellten Befunde kann nicht zufriedenstellend vorgenommen werden, da gegenwärtig die Diskussion um die Homologisierung der Teile des Alisphenoid nicht abgeschlossen ist. Gegensätzliche Meinungen zur Homologisierung des gesamten Alisphenoid bzw. des Processus alaris und der Lamina ascendens finden sich zum Beispiel bei Gaupp (1900), Maier (1987) und Bjerring (2000).

Gregory (1910) glaubt an dem Processus tympanicus alisphenoidae von *Rhynchocyon spec.* einen charakteristischen plesiomorphen Zustand erkennen zu können. Dem widerspricht van der Klaauw (1929) und meint, dass sowohl *Rhynchocyon* als auch *Macroscelides proboscideus* einen viel zu komplexen Aufbau des Alisphenoid haben, als dass dieser Zustand ursprünglich zu nennen wäre. Van Kampen (1905) zieht die Möglichkeit der sekundären Verschmelzung eines separaten Elements mit dem Alisphenoid innerhalb der Marsupialia (Macropodidae) in Betracht. Obwohl kein Zweifel darüber besteht, dass die Bulla alisphenoidae bei Rhynchocyoninae an die der Marsupialia erinnert (Gregory, 1910; van der Klaauw, 1929), basiert dieser Vergleich auf einer heute nicht mehr gültigen phylogenetischen Betrachtungsweise. Erst weitere Untersuchungen an weiteren Afrotheria-Gruppen können klären, ob

der gut entwickelte Processus tympanicus des Alisphenoid der Macroscelidea ein apomorphes oder plesiomorphes Merkmal ist.

4.2.3 Orbitalmosaik

Die aus Deckknochen und Ersatzknochen bestehende Schädelseitenwand der Theria bildet im Bereich der Orbita ein stark variierendes Knochenmosaik. Ein Merkmal dieses Knochenmosaiks wurde zur Begründung der „Insectivora“ herangezogen (Butler, 1956; Butler, 1972; MacPhee und Novacek, 1993), wobei die caudo-dorsale Ausdehnung des Maxillare als Autapomorphie dieses Taxons angesehen wurde. Allerdings kann man heute nicht mehr von dieser Betrachtungsweise ausgehen, weil die „Insectivora“ nicht als Monophylum gelten und ausserdem die Macroscelidea ihnen schon seit Butler (1956) nicht mehr zugeordnet werden. Deshalb sind die Befunde dieser Region für die Macroscelidea neu zu bewerten.

Peters (1852) stellt in seinen Beschreibungen den vom Frontale gebildeten rostro-dorsalen Orbitalrand der Rhynchocyoninae dem der Macroscelidinae gegenüber: Während die Rhynchocyoninae einen sehr scharfen Orbitalrand ausbilden ist er bei den Macroscelidinae abgerundet. Bei den Orycteropodidae ist er ebenfalls abgerundet, zeigt aber bei diesen einen deutlichen Processus postorbitalis.

An der Bildung der Orbita der Macroscelidea hat das Maxillare keinen Anteil. Cox (2006) beschreibt, dass sich das Maxillare bei Sirenia, Tenrecoidea und Proboscidea an der Orbita beteiligt. Ein Kontakt von Frontale und Maxillare in der Augenhöhle wird als abgeleitetes Merkmal innerhalb der Säugetiere verstanden (Muller, 1934; Butler, 1956; Novacek, 1980). Ob das Fehlen des Maxillare in der Orbita bei den Macroscelidea auf eine sekundäre Bildung (Vergrößerung des Rostralorgans mit gleichzeitiger Verschiebung und Vergrößerung der Orbita) zu erklären ist, oder ob die Macroscelidea damit einen Zustand erhalten haben, wie er im Stammartmuster der Afrotheria zu finden wäre, lässt sich an Hand der vorliegenden Daten nicht klären.

Im Gegensatz zu den Macroscelidea und den Orycteropodidae haben die Sirenia nur eine sehr schmale Verbindung zwischen Frontale und Orbitosphenoid innerhalb der Orbita. Bei *Dugong dugon* befindet sich das Alisphenoid ventral des Orbitosphenoid und hat keinen Kontakt zum Frontale (Freund, 1908). Eine vergleichbare Position des Alisphenoid ist auch auf den Abbildungen von *Heterohyrax brucei* und *Potamogale velox* bei Cox (2006) zu erkennen. Bei den Sengis und den Tubulidentata reicht das Alisphenoid weiter caudal und hat im rostro-dorsalen Bereich eine Sutura zum Frontale. Somit bestehen große Unterschiede zwischen *Orycteropus*

afer und den Sengis einerseits und den Sirenia und weiteren Afrotheria andererseits bezüglich der Lage des Alisphenoid und seinen Verbindungen zum Frontale. Die Macroscelidea zeigen damit einen plesiomorphen Merkmalszustand in Bezug auf die Orycteropodidae. Die Länge des Canalis infraorbitalis ist innerhalb der Gruppe der Macroscelidea nicht einheitlich. Bei den Rhynchocyoninae ist der Kanal, verglichen mit *Macroscelides proboscideus* in Bezug auf die Größe des Maxillare relativ lang (Butler, 1956).

Die Beobachtungen von Muller (1934) an *Elephantulus spec.* und *Rhynchocyon spec.*, dass das Palatinum und das Lacrimale eine deutliche gemeinsame Sutura haben, gelten auch für *Macroscelides proboscideus*. Stöbel (2007) erwähnt, dass auch bei *Orycteropus afer* das Lacrimale innerhalb der Orbita an das Palatinum grenzt. Dieses Merkmal sieht Muller (1934) als „ancestral character“ innerhalb der Säugetiere an. Für eine phylogenetische Bewertung innerhalb der Afrotheria fehlen bis heute entsprechende Untersuchungen.

Obwohl Mivart (1867) kein Foramen subopticum für *Macroscelides proboscideus* beschreibt, fanden andere Autoren (Winge, 1877-78; Carlsson, 1909) bei allen Macroscelidea, dass sich deutlich ein Foramen opticum und ein Foramen subopticum unterscheiden lassen. Diese Aussage war für alle hier untersuchten Präparate zu bestätigen.

Somit kann man annehmen, dass alle adulten Sengis beide Foramina innerhalb der knöchernen Augenkapsel besitzen. Nach Cox (2006) besitzt kein Vertreter der Afrotheria ausser den Macroscelidea ein Foramen subopticum. Auch bei den Xenarthra fehlt ein Foramen subopticum (Carano & Wible, 2006). Somit ist es eine Apomorphie der Macroscelidea. Wie an dem untersuchten Material gezeigt werden konnte, führt das Foramen subopticum zu einem venösen Sinus, der im anterioren Anteil des Alisphenoid verläuft und damit ventral des Nervus opticus (II) liegt (vgl. Butler, 1956).

Der Einfluss der mimischen Muskulatur auf die Form des Knochenrandes der Orbita ist bei den Sengis auf Grund der stark entwickelten Muskulatur des relativ langen Rostralorgans groß (Butler, 1956). Thewissen (1985) hält die Ausprägung der vorderen Orbitalregion bei *Orycteropus afer* für plesiomorph. Das Palatinum hat nicht nur bei *Orycteropus afer*, sondern auch bei den Macroscelidea den größten Anteil an der Bildung der vorderen Orbitalregion. Es ist davon auszugehen, dass beide Merkmale für die Macroscelidea als plesiomorph zu bewerten sind.

Die Ausprägung des caudalen Orbitalrandes der Macroscelidinae ist interspezifisch variabel. Die stark unterschiedliche Anatomie des Orbitalmosaiks innerhalb der Afrotheria lässt keine Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Gruppe zu (Cox, 2006). Allerdings

erkennt er in den Merkmalen des Orbitalmosaiks Hinweise auf eine Zusammengehörigkeit der Paenungulata (Proboscidea und Hyracoidea). Außerdem sieht er in dem Verlust des Jugale, in dem fronto-maxillaren Kontakt innerhalb der Orbita und in der breiten Verbindung zwischen dem Frontale und dem Alisphenoid einen - wenn auch schwachen - Hinweis für die Möglichkeit, die Goldmulle mit den Tanreks zur Gruppe der Tenrecoidea zusammenzufassen. Er vermutet sogar, dass das Fehlen eines breiten Kontakts zwischen dem Frontale und dem Alisphenoid, wie es z. B. bei *Orycteropus afer* zu finden ist, ein apomorphes Merkmal aller Afrotheria ist. Bei den für diese Studie untersuchten Individuen zeigt sich, dass bei den Macroscelidinae kein Kontakt zwischen beiden Knochen besteht und bei den Rhynchocyoninae nur eine schmale Verbindung existiert. Auf den Abbildungen von *Tamandua mexicana* bei Reiss (1997) scheint auch bei den Xenarthra der Kontakt zwischen Alisphenoid und Frontale eher schmal ist. Daher können nur weitere Untersuchungen klären, wie ein fehlender breiter fronto-alisphenoidaler Kontakt innerhalb der Orbita für die Afrotheria zu bewerten ist.

4.3 Tympanalregion

Van der Klaauw (1931) entdeckte die Bedeutung der Ohrregion für vergleichend anatomische Untersuchungen.

Die Suturen der Bulla ossea sind nur an spätontogenetischen Embryonen nachvollziehbar, jedoch fast nicht mehr erkennbar an mazerierten Schädeln von Adultus (van der Klaauw, 1931).

Ebenso wie alle Teile, die die Mittelohrkapseln erweitern, ist der postero-ventrale Abschnitt des Petrosium bei *Macroscelides proboscideus* stark expandiert. Im Gegensatz dazu ist der Processus mastoideus ossis temporalis bei *Elephantulus* nicht pneumatisiert (vgl. Asher, 2003). Ein ähnlicher Unterschied besteht zwischen den beiden genannten Taxa beim Sinus epitympanicus, der nur bei *Macroscelides proboscideus* pneumatisiert ist.

4.3.1 Mittelohrkapsel

Aus phylogenetischer Sicht ist die Mittelohrkapsel eine der wichtigsten basicranialen Strukturen. Ihre äußere Form und ihre internen Bestandteile wurden vielfach - nicht nur bei den Macroscelidea, sondern bei allen Säugetieren - untersucht und für die systematische Merkmalsfindung herangezogen.

Die Form der Mittelohrkapsel des Chondrocranium vieler Säugetiere verändert sich während der Ontogenese (van der Klaauw, 1931). Bei *Macroscelides proboscideus* entwickeln sich die

endgültige Form und Größe spät in der Ontogenese. Erst das zwei Tage alte Tier (Nr. 3) zeigte die typische voluminöse Form der am adulten Schädel aus verschiedenen Knochen bestehenden Mittelohrkapsel. Im Vergleich der Ontogenese verschiedener Afrotheria zeigt sich, dass die Formänderung der Bulla altersabhängig unterschiedlich ist. Zum Beispiel ist laut Gregory (1910) die Bulla ossea bei *Elephas*-Jungtieren relativ groß und voluminös, vergrößert sich aber später nicht mehr entsprechend dem Wachstum des restlichen Schädels. Daher ist die Bulla ossea bei jungen Proboscidea im Verhältnis zum Kopf größer als bei adulten Tieren. Habeck (1998) beschreibt für *Orycteropus afer*, dass sich sowohl Sinus epitympanicus als auch der Recessus epitympanicus erst relativ spät (im „juvenilen Stadium“) pneumatisieren. Das steht im Gegensatz zur Entwicklung der Macroscelidea. Hier wächst die Mittelohrkapsel gleichmäßig mit allen anderen Teilen des Schädels, so dass ältere Tiere größere Bullae auditiva besitzen. Daher kann innerhalb der Afrotheria die Entwicklung des Volumens der Ohrkapsel nicht als einheitlich betrachtet werden. Für die Macroscelidea ist die Entwicklung des Volumens der Bulla auditiva allerdings abgeleitet. Weiterführende Untersuchungen können klären, wie die Entwicklung der Bullae bei der Schwestergruppe der Afrotheria, den Xenarthra, stattfindet.

Während die Sengis eine etwas nach ventro-caudal geneigte Bulla ossea besitzen, ist sie bei den Sirenia fast vertikal ausgerichtet (van der Klaauw, 1931). Die in der vorliegenden Arbeit erhobenen Befunde stimmen mit denen von van der Klaauw (1929) überein, der einen „Processus tympanicus of the Pars entoglenoidea squamosi“ beschreibt, welcher stellenweise den Processus tympanicus alisphenoidei lateral bedeckt. In der dieser Arbeit zu Grunde liegenden Literatur wird weder für *Orycteropus afer* noch für die Rhynchocyoninae eine ähnliche doppelte Wand beschrieben. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob das für diese Taxa ebenfalls bestätigt werden kann.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bezüglich der Bulla ossea von adulten Tieren bestätigen van der Klaauw (1931). Bei *Macroscelides proboscideus* berühren sich die Bullae medial fast, während der Abstand zwischen der rechten und der linken Bulla bei *Petrodromus tetradactylus* im Vergleich zu *Macroscelides proboscideus* größer ist. In diesem Bereich ist bei *Macroscelides proboscideus* und *Elephantulus spec.* das rostrale Entotympanicum breiter als bei *Petrodromus*. Im Vergleich mit anderen Afrotheria zeigt sich, dass bei keiner Gruppe im pneumatisierten Bereich der Tympanalregion die beiden Mittelohrkapseln sich so nahe stehen wie bei *Macroscelides proboscideus*. Die relative Nähe der beiden Bullae, die sich aus einem vergrößerten Processus tympanicus basisphenoideus ergibt, muss mehrfach unabhängig entstanden sein, da van der Klaauw (1931) an Beispielen von *Hemicentetes*, *Microgale* und *Eri-*

naceus belegt, dass an mehreren Taxa in verschiedenen ontogenetischen Stadien dieser Zustand beobachtet werden kann.

Laut Gaupp (1902), Weber (1904, 1927), Wegner (1956) sind auch die Pneumatisierungen der Mittelohrkapseln innerhalb der Säugetiere mehrfach unabhängig von einander entstanden. Mit der auffallenden Pneumatisierung der Bulla ossea bei *Macroscelides proboscideus* tritt eine starke Vergrößerung des Processus tympanicus des Alisphenoid auf. Bei *Macroscelides proboscideus* finden sich ausgedehnte akzessorische Höhlen innerhalb der Mittelohrkapsel, die mit dem Cavum tympani in Verbindung stehen. Sie werden jeweils vom Squamosum, Parietale und Processus mastoideus ossis temporalis gebildet. Der Sinus epitympanicus bei den Macroscelidea, *Erinaceus* und *Chrysochloris* bzw. der Sinus hypotympanicus bei den Talpidae und den Chrysochloridae sind nach van der Klaauw (1931) unabhängig voneinander entstanden.

Huang et al. (2002) konnten nachweisen, dass eine vergrößerte Mittelohrkapsel eine Anpassung an Wüstenlebensräume darstellt. Die Wahrnehmung von niedrigen Frequenzen wird durch eine Pneumatisierung der Mittelohrkapsel erleichtert. Dass die extreme Vergrößerung der Paukenblase mehrfach unabhängig innerhalb der Plazentalia entstanden ist, beschreibt Starck (1979) und belegt dies mit Beispielen sehr verschiedener Wüstentiere wie z. B. *Felis thinobia*, *Jaculus orientalis* und *Fennecus zerda*. Allerdings ist die auffallende Pneumatisierung der Mittelohrkapsel von *Macroscelides proboscideus* eine Neuerwerbung innerhalb der Macroscelidea.

Von Fischer (1988) wird bei *Trichechus manatus* (Sirenia) ein Tympanalsack, dessen phylogenetische Herkunft jedoch nicht geklärt ist, beschrieben, der zu einer Vergrößerung des Cavum tympani führt. Dieser tympanale Sack zwischen Basicranium, Processus pterygoideus, Petrosus und Ectotympanicum isoliert das Ohr laut Fischer und Tassy (1993) nach ventral als Anpassung an die aquatische Lebensweise dieser Taxa. Die ontogenetische Entwicklung dieser Ausstülpung ist jedoch ebenso ungeklärt wie die Frage nach einem Homologon dieser Struktur innerhalb der Tethytheria (Sirenia und Proboscidea).

Die große Anzahl von 13 Knochenelementen, die sich an der Bildung der *Macroscelides*-Mittelohrkapsel beteiligen, ist nach van der Klaauw (1931) die höchste aller Säugetiere. Obwohl Weber (1928) die Myrmecophaga als die Gruppe Plazentalia nennt, die die meisten Elemente besitzen, scheinen die Macroscelidea dieses Taxon noch zu übertreffen. Die Beobachtungen von van der Klaauw (1929), dass an der Bildung der Ohrkapsel der Sengis nur das Basioccipitale, das Exoccipitale und das Pterygoid fehlen, lassen sich durch die hier vorlie-

genden Untersuchungen bestätigen. Diese drei cranialen Elemente können in anderen Taxa Anteil an der Bildung der Ohrkapseln haben (van der Klaauw, 1929). Im Gegensatz zu *Orycteropus afer* sind der Sinus epitympanicus des Squamosum und der Recessus epitympanicus auch bei jüngeren Stadien von *Macroscelides proboscideus* deutlich voneinander abgrenzbar (vgl. Thewissen, 1985). Es ist davon auszugehen, dass die Anzahl der am Aufbau der Capsula auditiva beteiligten Elemente bei den Macroscelidea eine Autapomorphie innerhalb der Afrotheria ist, da bei keinem anderen Vertreter der Afrotheria so viele Elemente an der Bildung der Ohrkapsel beteiligt sind.

Während bei *Orycteropus afer* ein kontinuierlicher Übergang vom Sinus epitympanicus durch das verhältnismäßig große Foramen pneumaticum zum Recessus epitympanicus besteht (van der Klaauw, 1931), hat *Macroscelides proboscideus* ein relativ kleines Foramen pneumaticum. Dadurch sind die beiden Öffnungen viel deutlicher voneinander abgegrenzt. Für *Manatis* beschreibt van der Klaauw (1931), dass das kräftig ausgebildete Tegmen tympani schalenförmig ist und so den Recessus epitympanicum bildet. Form und Größe des Tegmen tympani unterscheiden sich damit von dem der Macroscelidea. Das schon sehr früh in der Ontogenese kräftig ausgebildete Tegmen tympani ist flach und nur sehr wenig an seiner ventralen Seite gebogen. Es verbindet sich postero-medial mit der Pars canicularis und posterior mit der Crista parotica (Roux, 1947). Die Befunde von Roux (1947) für *Elephantulus spec.* können auch für *Macroscelides proboscideus* bestätigt werden.

Die hier dargestellten Befunde stimmen mit denen von Butler (1956) überein. Er weist darauf hin, dass der mediale Flügel des Petrosom gut ausgebildet ist. Ein Anteil des Basisphenoid von *Macroscelides proboscideus* bildet einen Teil der vorderen Wand der Capsula auditiva. Dieses Element des Basisphenoid fehlt bei einigen Plazentalia, wie auch *Elephantulus spec.*, findet sich aber auch bei *Tenrec*, *Talpa* und *Erinaceus* (Asher, 2003). Darin zeigt sich ein großer Unterschied zwischen *Elephantulus spec.* und *Macroscelides proboscideus* (vgl. Asher, 2003). Es bleibt zu untersuchen, welche Ausprägung dieses Merkmal bei *Petrodromus tetradactylus* und *Elephantulus rozeti* hat. Sollte sich hier eine Gemeinsamkeit der beiden letztgenannten Arten gegenüber allen anderen bisher untersuchten *Elephantulus*-Arten feststellen lassen, wäre das ein weiterer Hinweis auf eine Synapomorphie von *Petrodromus tetradactylus* und *Elephantulus rozeti*, so wie es Douady (2001) und Douady et al. (2002) postulieren. Für die vorliegende Arbeit standen weder genügend mazerierte Schädel noch Schnittserien dieser beiden Arten zur Verfügung, so dass diese Frage hier nicht beantwortet werden kann.

4.3.2 Entotympanicum

Die phylogenetische und ontogenetische Herkunft des Tympanicum und des Entotympanicum unterscheidet sich stark. Während das Tympanicum eine Membranverknöcherung ist und als Deckknochen angesehen wird, tritt das Entotympanicum erstmalig bei den Säugetieren auf und liegt als Knorpel (rostrales Entotympanicum) vor oder verknöchert (caudales Entotympanicum) auf der Grundlage eines Knorpels in der fortschreitenden Ontogenese (Abb. 3, 5a, 39, 40). Wie an hier untersuchten Individuen zu erkennen ist, entwickelt sich das caudale Entotympanicum bei *Macroscelides proboscideus* als separater Knochen und ist unabhängig vom Petrosium. Einen gleichen Befund beschreibt van der Klaauw (1931) auch für *Rhynchocyon spec.* und alle anderen Macroscelidea. Zusätzlich bestätigen die vorliegenden Untersuchungen die Aussagen van der Klaauws (1924) über ein davon unabhängiges rostrales Entotympanicum, welches medial der Tuba eustachii liegt und embryonal knorpelig angelegt ist. Für *Petrodromus tetradactylus* beschreibt van der Klaauw (1931) das rostrale Entotympanicum als eher klein. Innerhalb der Sengis ist das rostrale Entotympanicum bei *Petrodromus tetradactylus* am kleinsten (Carlsson, 1909; van der Klaauw, 1931). Damit findet sich während der Ontogenese bei allen Sengis ein rostrales Entotympanicum als unabhängiger Knorpel ventral des Processus tympanicus des Alisphenoid.

Saban (1956, zitiert in Butler, 1956) meint, dass das Entotympanicum der Sengis nicht homolog mit dem Entotympanicum von *Tupaia* ist. Butler (1956) vergleicht die Macroscelidea mit den Dermoptera unter anderem, weil beiden ein „true entotympanic“ fehlt. Diesen Gedanken findet man ansatzweise auch bei van der Klaauw (1931), der am Beispiel von *Rhynchocyon* zu bedenken gibt, dass nicht jeder Processus des Petrosium mit dem Entotympanicum zu vergleichen ist. Er zeigt, dass bei *Rhynchocyon spec.* sowohl beide Entotympanica vorhanden sind, als auch ein Processus tympanicus des Petrosium. Bei *Orycteropus afer* fehlen allerdings sowohl dieser Processus als auch jegliches knorpelige Entotympanicum (van der Klaauw, 1931). Jedoch besteht kein Zweifel, dass die Macroscelidea sowohl ein rostrales als auch ein caudales Entotympanicum besitzen, die sich auch beide an der Begrenzung der Bulla beteiligen.

Laut van Kampen (1905) sind bei *Rhynchocyon* die Suturen zwischen dem caudalen Entotympanicum und Ectotympanicum nicht deutlich erkennbar, allerdings konnten bei den hier untersuchten Exemplaren dieses Taxons deutlich beide Elemente voneinander abgegrenzt werden.

Bei den Orycteropodidae sind das caudale Entotympanicum und das Tympanohyale lateral der Bulla auditiva eng miteinander verbunden. Dieser Zustand ist während der gesamten Ontoge-

nese dieses Taxons zu beobachten (Van Kampen, 1905; van der Klaauw, 1931). Einheitlich wird in der Literatur berichtet, dass *Orycteropus afer* ein verknöchertes Entotympanicum besitzt (Van Kampen, 1905; Gregory, 1910; van der Klaauw, 1931). Ob es sich allerdings um das rostrale oder das caudale Entotympanicum handelt oder um eine Kombination aus beiden, ist nicht eindeutig und ließ sich durch das vorliegende Material nicht abschließend klären. Ob bei *Orycteropus afer* zusätzlich wenigstens zeitweise während der Ontogenese ein rostrales Entotympanicum vorhanden ist, kann mit den vorliegenden Informationen nicht geklärt werden. Fischer (1989) belegt, dass bei den Hyracoidea kein caudales Entotympanicum existiert. Dennoch ist die Anwesenheit des caudalen Entotympanicum bei den Sengis und *Orycteropus afer* als ein gemeinsames Merkmal (Carlsson, 1922; van der Klaauw, 1931) zu bewerten, ob dieses Merkmal allerdings als plesiomorph oder apomorph für die Afrotheria zu bewerten ist kann auf Grundlage der vorliegenden Daten nicht geklärt werden.

4.3.3 Ossicula auditus

Findlay (1943) beschreibt verschiedene Stadien der Entwicklung der Ohrknöchelchen bei *Elephantulus myurus*-Embryonen. Sein jüngster Embryo hat eine Gesamtkörperlänge von 8,5 mm. Der für die vorliegende Untersuchung verwendete jüngste Embryo (Nr. 1) hat eine Gesamtkörperlänge von 18,5 mm und passt damit in die Reihe der von Findlay (1943) untersuchten Embryonen als drittletztes von elf Tieren. In diesem Stadium sind die incudomalleolar und incudo-stapedialen Gelenke gut abgrenzbar. Außerdem ist das Manubrium mallei vollständig verknorpelt. Bei dem Embryo Nr. 2 der vorliegenden Studie handelt es sich um ein Tier mit einer Gesamtkörperlänge von 30,5 mm, dass somit gut vergleichbar ist mit dem von Findlay beschriebenen Stadium mit einer Gesamtkörperlänge von 34 mm. Der Malleus und der Incus sind hier auch vollständig verknöchert und der Stapes beginnt zu verknöchern. Das bedeutet, dass bei Sengis die Ossicula auditus früh in der Ontogenese verknöchern.

Fleischer (1973) beschreibt die Ohrregionen und Ohrknöchelchen verschiedener Säugetiere, wie zum Beispiel die von *Orycteropus afer*, *Loxodonta africana*, *Procavia spec.* und *Trichechus spec.* Er findet aber am Mittelohr von *Orycteropus afer* keine Besonderheiten und verweist auf Hyrtl (1845) und Doran (1879). Beide Autoren legen dar, dass der Kopf des Malleus der Proboscidea wenig entwickelt ist und eine glatte Artikulationsfläche zum Incus besitzt. Der Hals des Malleus sei breit, mit einem sehr kleinen Processus gracilis. Für die Hyracoidea geben sie an, dass der Incus sehr ungewöhnlich geformt ist. Der Körper ist extrem schmal, während die beiden Crura lang sind und weit auseinander ragen. Doran (1879) sieht in der

starken Spezialisierung der Ossicula auditus bei den Macroscelidea und den Chrysochloridea einen Hinweis auf enge Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen.

Von Fleischer (1973) wird die Richtungsorientierung durch Schall für *Hemicentetes* spec., *Echinops* spec. und *Microgale* spec. beschrieben. Bei allen drei Taxa liegen die durch die Zunge erzeugten Laute im Bereich von 5 Khz bis 17 Khz. Für Sirenia wird der wahrnehmbare und für den Gruppenzusammenhalt verwendete Schallbereich zwischen 0,6 Khz und 5 Khz beschrieben (Schevill und Watkins, 1965).

Fleischer (1973) stellt fest, dass Steppen- und Wüstentiere besonders empfänglich für eher niedrigere Frequenzen sind. Bei relativ geringer Gliederung des Lebensraumes (Wüsten- gegenüber Waldgebieten) eignen sich zur Orientierung Töne mit größeren Wellenlängen besser, weil die Schallquellen auch auf größere Distanzen genauer zu lokalisieren sind. Bei Arten, die sich speziell über Schallwellen orientieren, gibt es für die Arteria stapediale einen knöchernen Kanal. Wie bei *Chrysochloris* führt auch bei den Macroscelidinae und den Rhynchocyoninae ein knöcherner Kanal für die Arteria stapediale durch die sehr dünnen Crura des Stapes. Dieser sorgt dafür, dass trotz der Pulsation der Arteria stapediale keine Volumenänderung innerhalb des Cavum tympani auftritt, woraus ein verlässlicheres Klangbild der Umgebung resultiert.

Doran (1879) beschreibt den Kopf des Malleus von *Elephantulus* spec. (bei Doran (1879): *Macroscelides alexandri*) als schwach entwickelt, er soll jedoch das Gelenk zwischen Incus und Malleus mit zwei Spangen umfassen. Dieser Befund kann auch für *Macroscelides proboscideus* bestätigt werden. Während bei den Sengis der Hammer lateral relativ weit über die Gelenkverbindung zum Amboss ragt, ist diese Gelenkfläche bei den Proboscidea eher flach. Fleischer (1973) meint, sie gleiche einem flachgedrückten Sattel.

Sowohl Doran (1879) als auch Gregory (1910) bezeichnen die Merkmale des Malleus (kräftiger Kopf, sehr kleine Lamina und den gerade in die Fissura glasseri verlaufenden Processus gracilis) als sehr charakteristisch für die Macroscelidea. Auf Grund der Morphologie des Malleus sieht Gregory (1910) *Petrodromus tetradactylus* phylogenetisch in der Nähe von *Sorex*. Nach Doran (1879) ähneln sich die Mallei von *Rhynchocyon* spec. und *Elephantulus* spec. mit Ausnahme der unterschiedlichen Ausprägungen der Caputis. Da sich die Gehörknöchelchen von *Elephantulus* spec. und *Macroscelides proboscideus* ebenfalls ähneln, kann man annehmen, dass sich die Ossicula auditus bei allen Macroscelidea gleichen und Ähnlichkeiten mit *Sorex* unabhängig entstanden sind.

Bei den Proboscidea sind die Ossicula auditus freischwiegend, da der kurze Processus gracilis nicht mit dem Tympanicum verbunden ist (Fleischer, 1973). Diesem Zustand stellt Fleischer (1973) den der Tubulidentata gegenüber, bei denen das Goniale fest mit dem Tympanicum verschmolzen ist. Bei den Sirenia ist der Malleus mit dem Tympanicum verbunden und der Incus mit dem Perioticum verwachsen. Findlay (1943) legt dar, dass an Hand der Gehörknöchelchen keine Affinität zwischen den Tenrecoidea und den Macroscelidea bestimmt werden kann und dass die Ossicula auditus der Chrysochloridea zu spezialisiert sind, um sie mit anderen Afrotheria vergleichen zu können.

Unter anderem auf Grund der Diversität der Lebensräume, in denen die Vertreter dieser Gruppe leben (Wüste, aquatische Lebensräume, Waldgebiete) (vgl. Mason, 2003), und der damit verbundenen morphologischen Anpassungen, sind die Ossicula auditus zu verschieden ausgebildet, als dass man apomorphe Merkmale finden könnte, um ein Grundplanmerkmal für die Afrotheria abzuleiten.

4.4 Deckknochen

Auf Aspekte von Merkmalen der Deckknochen, die schon in den Kapiteln 4.2.3. und 4.3. besprochen sind, soll im Folgenden nicht mehr eingegangen werden.

Zur Reihenfolge der Verknöcherung der Deckknochen kann in dieser Arbeit keine Aussage getroffen werden. Hierfür lassen sich auch den Untersuchungen, die van der Klaauw (1929) an sieben Embryonen vornahm, keine Aussagen in dieser Hinsicht entnehmen. Die Abbildungen der Ohrregion von van der Klaauw (1929) zeigen in allen Entwicklungsstadien eine bereits vollständig verknöcherte Pars entoglenoidea squamosi. Auch bei dem jüngsten Embryo der vorliegenden Untersuchung, der dem fünften Embryo der Studie van der Klaauws (1929) entspricht, sind alle Deckknochen wenigstens teilweise verknöchert. Die Ossifikation der Deckknochen beginnt auch bei *Macroscelides proboscideus* mit den Knochen des rostralen Schädels, also dem Dentale und dem Frontale. Beim Maxillare scheint die Ossifikation ebenfalls frühzeitig zu erfolgen, da es bei dem jüngsten hier untersuchten Embryo bereits vollständig knöchern vorliegt.

4.4.1 Nasale

Innerhalb der Macroscelidea unterscheiden sich die Ausprägungen der Nasalia wesentlich. Im Gegensatz zu den Rhynchocyoninae befinden sich bei den Macroscelidinae keine Anteile der Nasalia zwischen den Frontalia. Bei den Rhynchocyoninae liegen die Nasalia bis zu einem

Drittel ihrer Länge zwischen den Frontalia. Sowohl bei *Petrodromus tetradactylus*, *Elephantulus* spec. als auch bei *Macroscelides proboscideus* enden die Nasalia rostral des Frontale. Diese Beobachtung beschreiben auch schon Carlsson (1909) und Evans (1942). Allerdings findet sich bei ihren Beschreibungen kein Hinweis auf *Macroscelides proboscideus* (bei Evans, 1942: „*Macroscelides rozeti*“ = *Elephantulus rozeti*), so dass diese Merkmale für diese Art in der vorliegenden Arbeit neu beschrieben wurden. Bei den Orycteropodidae enden die Nasalia ebenfalls rostral des Frontale, so dass man davon ausgehen kann, dass die bis zu einem Drittel ihrer Länge zwischen den Frontalia liegenden Nasalia eine Apomorphie der Rhynchocyoninae ist.

Auf die große Variabilität innerhalb von *Petrodromus tetradactylus* weisen bereits Corbet und Neal (1965) hin. Sie kommen mit statistischen Verfahren zu dem Ergebnis, dass die Unterschiede der Suturen zwischen Nasale und Frontale auf individuelle Variation zurückzuführen sind. Die stark variierenden Ausprägungen der Suturen zwischen Nasale und Frontale innerhalb der Sengis-Arten lassen keine klaren Rückschlüsse auf einen Ursprung oder eine Spezialisierung erkennen und können daher nicht für eine phylogenetische Bewertung innerhalb Macroscelidea herangezogen werden.

In Abhängigkeit von der Lage der Apertura nasi externa ist die Größe des Nasale unterschiedlich (Weber, 1904). Bei den Sirenia und den Proboscidea sind die Nasenlöcher stirnwärts gerückt, so dass bei diesen Taxa die Nasalia sehr klein sind. Eine Bedeutung der Größe der Nasalia oder deren Suturen für die Phylogenie der Afrotheria konnte weder von Cox (2004) gefunden, noch in der vorliegenden Arbeit belegt werden.

4.4.2 Praemaxillare

Bei den Sengis unterscheidet sich die Länge des Praemaxillare im Verhältnis zum Maxillare nur unwesentlich. Das Maxillare ist bei den Macroscelidea etwa drei- bis viermal länger als das Praemaxillare. Diese Ergebnisse stimmen mit den Beschreibungen von Carlsson (1909) überein. Den Fortsatz des Praemaxillare, der sich bei den Macroscelidinae zwischen Maxillare und Nasale befindet, beschreibt schon Carlsson (1909). Allerdings ist dieser Knochensporn nach Wortman (1920) und den vorliegenden Untersuchungen bei Rhynchocyoninae kürzer als bei den Macroscelidinae. Für *Petrodromus tetradactylus* beschreiben Corbet und Neal (1965) die starke Variabilität sowohl der Suture als auch der Länge des Fortsatzes des Praemaxillare zum Maxillare. Für die Orycteropodidae und die Xenarthra gibt es weder in der vorliegenden Literatur, noch an den zur Verfügung stehenden Osteocranien Hinweise auf diesen Knochen-

sporn. Es kann davon ausgegangen werden, dass der Fortsatz des Praemaxillare zwischen Nasale und Maxillare eine Apomorphie der Macroscelidea ist. Da diesen Knochensporn auch andere Gruppen der Plazentalia besitzen, bisher aber bei anderen Vertretern der Afrotheria nicht beschrieben wurde, müssen weitere Untersuchungen zeigen, wie sein Fehlen als Merkmal bei der Diskussion der Systematik der Afrotheria genutzt werden kann. Das verdickte und nach dorsal gerichtete rostrale Ende des Praemaxillare, wie es bei den hier untersuchten Osteocranien von *Orycteropus afer* und den Rhynchocyoninae gefunden wurde, erkennt man auch auf den Abbildungen von Cuvier (1836) für *Orycteropus afer*. Eine ähnliche Verdickung des Praemaxillare findet sich bei den Proboscidea (Weber, 1904). Das Praemaxillare der Dugongidae hat eine starke Anpassung an die aquatische Lebensweise erfahren. Es ist nach rostroventral gebogen und umschließt eine Alveole für den Stoßzahn (James, 1974). Auf Grund dieser Veränderungen gibt es keine Verdickung im rostralen Bereich dieses Knochens. In welchem Zusammenhang die dorsale Verdickung des rostralen Endes des Praemaxillare mit der verstärkten Nutzung des Elefantenrüssels und des Rostralorgans der Macroscelidea sowie der Tubulidentata steht, ist nicht geklärt.

4.4.3 Maxillare

In Verbindung mit dem relativ langen Rostralorgan der Sengis ist auch das Maxillare verhältnismäßig lang. Diesen Befund beschreibt Le Gros Clark (1924) auch für *Orycteropus afer*. Das zahntragende Maxillare der Macroscelidea und Tubulidentata hat keinen Anteil an der Bildung der Augenhöhle. Das bestätigen die Befunde von Cox (2006). Daher sind die Länge und das Fehlen des Maxillare im Orbitalmosaik als plesiomorph für die Macroscelidea anzusehen. Es ist bemerkenswert, dass bei einigen Vertreter der Afrotheria das Maxillare mehr oder weniger an der Bildung der Augenhöhle beteiligt ist, während bei wenigstens einigen Xenarthra (vgl. Gaudin und Branham, 1998) keine Beteiligung des Maxillare an der Bildung der Orbita festzustellen ist.

Der bei allen Afrotheria vorhandene Canalis infraorbitalis ist bei den Macroscelidea relativ schmal, variiert aber in seiner Länge (Butler, 1956; Winge, 1877-78). Der Durchmesser des Canalis infraorbitalis variiert laut Cox (2004) innerhalb der Afrotheria. Während er bei den Macroscelidea, den Chrysochloridea, den Hyracoidea, den Tubulidentata und den Proboscidea relativ klein ist, hat der Canalis infraorbitalis bei den Tenrecoidea und den Sirenia einen verhältnismäßig großen Durchmesser. Für die Macroscelidea ist ein schmaler und kurzer Canalis infraorbitalis apomorph.

Aus einer Studie von Colbert (1941) geht hervor, dass sich die Position des Foramen infraorbitalis bei *Orycteropus afer* während der Ontogenese verändert. Mit zunehmendem Alter des Individuums verlagert es sich immer weiter nach rostral. Le Gros Clark (1924) beschreibt für einen Adultus von *Orycteropus afer* eine breite, gerade und flache Rinne im Anschluss an das Foramen infraorbitalis. Eine ähnliche Rinne findet sich bei den Macroscelidea, wenn auch relativ kurz, nur bei *Macroscelides proboscideus*. Um von den Unterschieden in der Ausprägung des Foramen infraorbitalis und des Canalis infraorbitalis phylogenetisch verwendbare Merkmale, die die Diskussion um die Position der Sengis innerhalb der Afrotheria unterstützen, ableiten zu können, müssten von allen Vertretern der Afrotheria detaillierte ontogenetische Vergleichsmaterialien zur Verfügung stehen.

4.4.4 Frontale

Die Länge des Frontale bei adulten Macroscelidinae gleicht etwa der des Parietale. Bei adulten Rhynchocyoninae ist es hingegen bedeutend länger (Carlsson, 1909). Im Vergleich mit anderen Afrotheria zeigt sich, dass dies mit Ausnahme der Tenrecoidea bei allen Taxa der Fall ist. Dieses Merkmal beschreiben Dilg (1909) und Kaiser (1974) für die Sirenia. Sie finden, dass das Wachstum des Parietale langsamer fortschreitet als das des Frontale, so dass bei zunehmend älteren Individuen das Frontale relativ zum Parietale größer wird. Bei den hier untersuchten Tubulidentata, *Elephantulus*-Arten und bei *Petrodromus tertadactylus* findet sich im Gegensatz zu *Macroscelides proboscideus* ein Processus postorbitalis des Frontale. Nicht bekannt ist, ob dieser Processus bei allen *Elephantulus*-Arten vorhanden ist. Da auch die Rhynchocyoninae einen solchen Processus besitzen, ist das Fehlen des Processus postorbitalis des Frontale eine Apomorphie von *Macroscelides proboscideus*. Er ist nach Wortman (1920) bei den Rhynchocyoninae homolog zum Postfrontale der „Reptilien“. Allerdings argumentiert Muller (1934), dass der Processus auch sekundär entstanden sein könnte. Eine endgültige Bewertung der ontogenetischen Entwicklung des Processus postorbitalis des Frontale ist nicht möglich, da entsprechende Untersuchungen früher Ontogenesestadien weiterer Vertreter der Afrotheria nicht vorliegen.

Durch die hier festgestellte Form des Übergangs zur Pars orbitalis des Frontale bei *Elephantulus intufi* konnte eine klare Unterscheidung dieser Art von allen anderen untersuchten *Elephantulus*-Exemplaren vorgenommen werden. Dies erweitert die durch Meester et al. (1986) beschriebenen Merkmale für die Identifikation der *Elephantulus*-Arten. In der Form der Kante kann an den für diese Untersuchung zur Verfügung stehenden *Elephantu-*

lus-Exemplaren *Elephantulus intufi* eindeutig von allen anderen *Elephantulus*-Arten abgegrenzt werden.

4.4.5 Lacrimale

Wortman (1920) fand durch seine Untersuchungen an *Rhynchocyon spec.*, dass das Lacrimale aus zwei Anlagen hervorgeht. Dieser Befund wird von Muller (1934) durch die Beschreibung einer zweiteiligen Lacrimalanlage für *Elephas* ergänzt. Da die in der vorliegenden Arbeit verwendete Ontogeneseserie keine ausreichend jungen embryonalen Stadien von *Macroscelides proboscideus* erfasst, muss offen bleiben, wie viele Ossifikationszentren bei diesem Taxon auftreten.

Sowohl bei *Orycteropus afer* als auch *Rhynchocyon spec.* ist die Pars facialis des Lacrimale wesentlich größer als die Pars orbitalis und reicht rostral über das vordere Drittel des Frontale hinaus. Diese Ausdehnung der Pars frontalis des Lacrimale wird von Muller (1934) als ein plesiomorphes Merkmal beschrieben. Evans (1942) und Novacek (1986) sehen allerdings in der verlängerten Pars frontalis eine Anpassung an das elongierte Rostralorgan beider Taxa. Muller (1934) beschreibt eine expandierte Pars orbitalis des Lacrimale auch für Tupaiidae und Solenodontidae. Auf den Abbildungen zweier Sirenia Exemplare (*Dugong dugon*) von James (1974) ist das Lacrimale zwar im Verhältnis zum restlichen Schädel relativ klein, doch ist die Pars orbitalis des Lacrimale größer als die Pars facialis. Die relativ groß ausgebildete Pars orbitalis des Lacrimale ist laut Cox (2004) ein plesiomorphes Merkmal für die Afrotheria. Nach Carlsson (1909) ist die Position des Foramen lacrimale in der Pars orbitalis ein Alleinstellungsmerkmal für alle Sengis, so dass man es heute als abgeleitetes Merkmal bezeichnen würde. Bei *Orycteropus afer* befindet sich das Foramen lacrimale außerhalb der Orbita (Le Gros Clark, 1926). Daher muss die Position des Foramen lacrimale innerhalb der Orbita, vergleicht man sie mit der der Tubulidentata, als Apomorphie der Macroscelidea gelten.

4.4.6 Parietale

Die beiden Parietalia, die durch die Sutura sagittalis verbunden sind, bilden bei *Petrodromus tetradactylus*, *Rhynchocyon spec.* und allen untersuchten *Elephantulus*-Arten eine Crista, die sich mit der ebenfalls hervorspringenden Sutura lambdoidea verbindet und so einen Sattel bildet. Diese prominenten Suturen sind bei den untersuchten Schädeln von *Orycteropus afer* und *Macroscelides proboscideus* nicht zu finden. Dadurch besitzen die beiden letztgenannten Arten ein eher abgerundetes caudales Schädeldach. Daher hat *Macroscelides proboscideus*

den plesiomorphen Zustand der Afrotheria erhalten und alle anderen Sengis zeigen mit der Sattelbildung im caudalen Schädelbereich eine Apomorphie. Das bedeutet auch, dass die Christabildung bei den Rhynchocyoninae, *Petrodromus tetradactylus* und den Elephantulus-Arten unabhängig von einander entstanden sein muss. Allerdings zeigen Abbildungen extinkter Xenarthra (Carano und Wible, 2006) Ansätze dieser Sattelbildung, so dass weitere Untersuchungen zur Aussengruppe der Afrotheria Aufschluss geben können, welche Merkmalsausprägung als Grundplan der Afrotheria gelten kann.

4.4.7 Dentale

Schon Smith (1849) und Mivart (1868) stellten für die Macroscelidea fest, dass der Processus coronoideus etwa auf der gleichen Höhe endet wie der Processus condyloideus. Mivart (1868) und Carlsson (1909) sehen einen vergleichbaren Befund bei den Chrysochloridae und beschreiben diese als Ähnlichkeit mit den Macroscelidea, so dass man es heute als plesiomorphes Merkmal bezeichnen würde.

Auch bei den Orycteropodidae findet man ein sehr weit dorsal über der Kauebene gelegenes Kiefergelenk und eine ähnliche Topographie der oben genannten Processi. Damit wird die Auffassung von Douady (2002), dass sowohl die Chrysochloridae, die Macroscelidea als auch die Orycteropodidae einer gemeinsamen Gruppe, den Afrotheria, zuzuordnen sind, unterstützt. Der hochgelegene Processus condyloideus und der hakenförmige Processus coronoideus sind laut Novacek (1984) deutliche Merkmale, die die Macroscelidea in die Nähe der Marsupialia stellen. Dieser Auffassung kann heute zwar nicht mehr gefolgt werden, sie deutet aber darauf hin, dass diese beiden Merkmale, wenn sie homolog sind, für die Macroscelidea plesiomorph sind.

Eine Untersuchung der Kaumuskulatur durch Coldiron (1977) an Individuen von *Petrodromus tetradactylus* zeigt eine deutliche Nähe zwischen den Tubulidentata und den Macroscelidea bezüglich der relativ stark ausgebildeten Muskulatur des Pterygoid. Eine Untersuchung der Kaumuskulatur von *Macroscelides proboscideus* war kein Bestandteil der vorliegenden Arbeit. Eine phylogenetische Bewertung ist ohne Vergleich mit weiteren Afrotheria nicht möglich.

4.4.8 Palatinum

Die an Hand einer Serie von 13 *Elephantulus*-Embryonen (SSL von 7,4 mm bis 34 mm) erhobenen Befunde durch Roux (1947) zeigen, dass die Ossifikation des Palatinum bei den Mac-

roscelidea früh einsetzt. Beim Embryo mit 13,5 mm SSL ist deutlich ein Ossifikationszentrum zu erkennen. Der für die vorliegende Studie verwendete jüngste *Macroscelides*-Embryo (Nr. 1 mit 18,5 mm SSL) hat ein vollständig verknöchertes Palatinum.

Der hier erhobene Befund, dass das Palatinum einen großen Anteil an der Bildung der Orbita von *Macroscelides proboscideus* hat, deckt sich mit denen von Butler (1956) und trifft für alle Afrotheria, mit Ausnahme der Proboscidea (Cox, 2006) zu. Wie schon Muller (1934) feststellte, ist die großflächige Beteiligung des Palatinum an der Bildung der Orbita ein Merkmal von Säugetieren, phylogenetisch basaler Abzweigungen. Bei den Tubulidentata und Xenarthra (Carano und Wible, 2006) ist keine starke Perforation des Palatinum vorhanden (vgl. Le Gros Clark, 1926), so dass die Aussage von Shoshani und McKenna (1998) bestätigt werden kann, dass die starke Perforation des Palatinum eine Synapomorphie der Macroscelidea innerhalb der Afrotheria ist. Im Gegensatz dazu sind bei den Rhynchocyoninae nur die Foramina incisiva vorhanden. Winge (1941) vergleicht diese Foramina mit denen von Säugern, die sich auf phylogenetisch basalen Abzweigen befinden. Die vorliegende Untersuchung zeigt, ergänzend zu den Befunden von Carlsson (1909), dass nicht nur für *Elephantulus*, sondern für alle Vertreter der Macroscelidinae und die Orycteropodidae ein sich nach caudal verbreiterndes Palatinum typisch ist. Im Gegensatz dazu behält das Palatinum der Rhynchocyoninae auf seiner ganzen Länge annähernd die gleiche Breite bei. Somit ist dieses Merkmal als eine Apomorphie der Rhynchocyoninae zu bewerten.

4.4.9 Arcus zygomaticus

Ein vollständiger Jochbogen, der aus Jugale, Maxillare und Squamosum gebildet wird, findet sich bei vielen Eutheria. Die Verbindung zwischen Jugale und Lacrimale, wie sie bei den Macroscelidea vorkommt, wird von Cox (2006) als plesiomorphes Merkmal angesehen. In Länge und Verbindung der beteiligten Knochen gleichen sich die Jochbögen der Macroscelidea und der Orycteropodidae. Daher kann von einem plesiomorphen Merkmal für die Macroscelidea im Vergleich zu der Außengruppe Tubulidentata ausgegangen werden. Wegen der hohen, aber schmalen Form des Jugale bei *Orycteropus afer* ist das Foramen infraorbitale langgestreckt und der Canalis infraorbitalis im Verhältnis zum Oberkiefer relativ kurz. Nach Cox (2006) lassen sich jedoch an Hand dieses Bereichs phylogenetische Aussagen über die Afrotheria weder bestätigen noch widerlegen.

4.4.10 Ectotympanicum

Bei den Sengis ist das Ectotympanicum in allen untersuchten Stadien deutlich ausgebildet. Die Sirenia haben ein verhältnismäßig dickes Ectotympanicum. Der Zwischenraum zwischen den Enden dieses nicht geschlossenen Rings ist nach dorsal gerichtet und im Verhältnis zum Durchmesser des Ectotympanicum relativ groß (van der Klaauw, 1931). Es ist ein kräftiger, unvollständiger Ring, der keine Verbindung zur ventralen Wand der Bulla aufweist. Zittel (1893) und Dilg (1909) stellen fest, dass beide Schenkel des Ectotympanicum bei den Sirenia mit dem Petrosum verwachsen sind. Dilg (1909) sagt, dass aus dem Wachstum der umgebenden Strukturen bei gleichzeitiger Wachstumshemmung von Ectotympanicum und Perioticum die freie, bewegliche Lage dieser beiden Elemente bei den Sirenia resultiert. Mehrere Autoren (Matthew, 1909; van der Klaauw, 1931; Winge, 1941) beschreiben für die Tupaiidae ein schlankes, freiliegendes Ectotympanicum. Somit wird der Aussage von Gregory (1910) widersprochen, dass der hier für die Macroscelidinae erhobene Befund (eine knöcherne Verbindung zum Alisphenoid und zum caudalen Entotympanicum) auch für die Tupaiidae zutrifft.

Innerhalb der Afrotheria ist auch bei *Orycteropus afer* das Ectotympanicum kräftig entwickelt. Es hat bei diesem Taxon keinen Anteil an der Bildung der ventralen Wand der Bulla (van der Klaauw, 1931). Das Ende des posterioren Schenkels des Ectotympanicum von *Orycteropus afer* wird von van der Klaauw (1931) als flachgedrückt, mit einem Häkchen endend beschrieben. Diese Aussage zur Anatomie des Ectotympanicum kann für die Sengis nicht bestätigt werden. Eine weiterführende Bewertung konnte aber auf Grund von fehlendem Untersuchungsmaterials hier nicht durchgeführt werden.

4.4.11 Interparietale

Bei allen untersuchten Embryonen, dem zwei Tage alten Individuum (Nr. 3) von *Macroscelides proboscideus* und bei einigen mazerierten Schädeln wurde ein unpaares Interparietale gefunden. Damit lässt sich die Aussage Parkers (1885) über das Vorhandensein eines Interparietale für einen *Rhynchocyon*-Embryo bestätigen und auf alle Sengis erweitern. Le Gros Clark (1924) findet bei spätfötalen Stadien von *Orycteropus afer* ein Interparietale, das jedoch im Adultus nicht mehr zu erkennen ist. Für das Interparietale werden bei den Sengis zwei bis vier Ossifikationszentren beschrieben (Parker, 1885; Wortman, 1920). Die hier untersuchten Ontogenesestadien zeigen entweder keine Verknöcherung (Nr. 1, Nr. 2, Nr. 6) oder das Interparietale ist schon durchgehend knöchern (Nr. 3). Daher kann hier keine Aussage zu der An-

zahl der Ossifikationszentren des Interparietale bei den Macroscelidinae getroffen werden. Sowohl alle Sengis als auch *Orycteropus afer* besitzen zumindest zeitweise in der Ontogenese ein separates Interparietale. Seinen taxonomischen Wert bestreitet schon Thomas (1892). Die Form des Interparietale ist altersabhängig und individuell verschieden (Jäger, 1862/63). Auch der Zeitpunkt der Verschmelzung mit dem Parietale (Lataste, 1886) ist in seinem diagnostischen Wert nicht eindeutig. Allerdings kann das Vorhandensein eines unpaaren Interparietale für Macroscelidea als plesiomorph bezeichnet werden.

4.5 Arteriell System des Kopfes

Die Blutversorgung des Kopfes der Macroscelidea ist durch eine Reduktion des stapediale arteriellen Systems gekennzeichnet, wodurch die Nutzung der Arteria carotis externa verstärkt wird. Nach proximal wird der Ramus mandibularis aufgegeben, es entstehen aber zwei neue Anastomosen. Abgesehen von der Verbindung des Ramus mandibularis mit der Arteria carotis externa entsprechen die Macroscelidea im arteriell-zephalischen System den Tenrecoidea und den Chrysochloridea (Bugge, 1972).

Ein wenig medial des Foramen stylomastoideum, im caudalen Abschnitt der Bulla, öffnet sich das Foramen caroticum posterior. Die hier erhobenen Befunde vom Foramen caroticum posterior stimmen mit denen von Carlsson (1909, 1922) überein. Sie beschreibt den Austritt der Arteria carotis zwischen dem Petrosum und dem caudalen Entotympanicum für *Rhynchocyon* spec. und *Macroscelides proboscideus* (bei Carlsson, 1909: *M. typicus*). Bei einigen *Elephantulus*-Arten (bei Carlsson 1909: *Macroscelides roseti*, *Macroscelides pulcher*, *Macroscelides rufescens*) und *Petrodromus tetradactylus* stellt sie ein innerhalb des Petrosum liegendes Foramen caroticum posterior fest. Bei dem hier als Schnittserie untersuchten Stadium von *Elephantulus* spec. liegt das Foramen caroticum posterior vollständig innerhalb des Petrosum, so dass die Ergebnisse von Carlsson (1909) bestätigt werden. In diesem Punkt findet sich auch Übereinstimmung mit van der Klaauw (1929), der ebenfalls die Öffnung des Foramen caroticum posterior innerhalb des Petrosum fand. Da die Beschreibungen von van der Klaauw sowohl *Rhynchocyon* als auch verschiedene Macroscelidinae einschließt, kann man davon ausgehen, dass innerhalb der Sengis zwei verschiedene Positionen des Foramen vorhanden sind (van der Klaauw, 1931).

Die Arteria carotis interna verläuft bei *Elephas* außerhalb der Ohrkapsel und mündet nicht über das Foramen caroticum posterior in sie ein (van der Klaauw, 1931). Dilg (1909) beschreibt für die Sirenia, dass sowohl ein Canalis caroticus als auch ein Foramen caroticum

fehlen. Das Foramen lacerum anterius dient bei adulten Sirenia dem Nervus maxillaris und der Arteria carotis interna als Durchgang in die Capsula auditiva (Dilg, 1909). Sowohl für *Macroscelides proboscideus* als auch für *Elephantulus* bestätigen die vorliegenden Befunde die Aussage von Asher (2001), der einen Austritt der Arteria carotis interna aus dem Cavum cranii ein wenig rostro-dorsal des anterioren Endes der Cochlea darlegt. Für Tanreks beschreibt Asher (2001) die bei Mammalia häufig zu findende Lage der Arteria carotis interna medial der Cochlea. Dieses Merkmal ist auch bei den Chrysochloridae und den Orycteropodidae zu finden (Asher, 2001). Die vorliegenden Ergebnisse sprechen für die Vermutung von Asher (2001), dass dies eine Synapomorphie für die Afrotheria ist. Abhängig vom Verlauf der Arteria carotis interna und der Form der Bulla auditiva in Bezug auf den restlichen Schädel (vgl. van der Klaauw, 1931) sind die Form und Funktion des Foramen caroticum posterior innerhalb der Afrotheria und innerhalb der Plazentalia sehr verschieden. Van Kampen (1905) sieht den Grund der variablen Lage der Arteria carotis interna bei den plazentalen Säugetiere in der unterschiedlichen Entstehung der ventralen Paukenhöhlenwand. Wird diese unter anderem vom Basioccipitale und vom Basisphenoid gebildet, liegt die Arteria carotis interna innerhalb der Paukenhöhle (wie bei den Macroscelidea).

4.6 Rekonstruktionsverfahren

Bei morphologischen und anatomischen Untersuchungen ist es oft wünschenswert, dass Präparate nicht nur zweidimensional als histologische Schnitte, sondern auch als Modell vorliegen. In vielen Fällen lässt erst die räumliche Darstellung des Präparats im Komplex vieler angrenzender Strukturen morphologische und phylogenetisch verwendbare Merkmale erkennen. Deshalb wurde für die vorgestellten Untersuchungen ein digitales 3D-Modell erstellt. Es ermöglichte die genaue räumliche Darstellung eines hier untersuchten Kopfes und somit das Erfassen der Topographie aller untersuchten Strukturen. In Verbindung mit der Histologie der Schnittpräparate konnten so Lage, Verlauf und Ausdehnung der hier interessierenden anatomischen Strukturen bestimmt werden. Dadurch wurde der Vergleich homologer und konvergenter Einzelheiten mit denen anderer phylogenetischer Gruppen erleichtert und zum Teil erst ermöglicht.

Im Folgenden sollen einige Aspekte zur digitalen dreidimensionalen Darstellung anatomischer Präparate verdeutlicht werden. Schon vor über 100 Jahren meinte Gaupp (1902), dass man genaue plastische Vorstellungen anatomischer Strukturen nur erhalten könne, wenn man ein dreidimensionales Modell dieser Strukturen erstellt. Erst dadurch wird eine räumliche Vorstellung der beschriebenen Struktur möglich.

Jahrelange Erfahrung bei der Erarbeitung unterschiedlicher dreidimensionaler Rekonstruktionsverfahren haben gezeigt, dass jede Methode zur Reproduktion anatomischer Untersuchungsobjekte neben ihren Vorteilen auch Nachteile besitzt.

In der Vergangenheit wurden unter anderem verschiedene Ausgussverfahren entwickelt (Fleischer, 1973), um Volumen und innere Strukturmerkmale der Ohrregion darzustellen und zu untersuchen. Diese Methode ist zur Darstellung des Inneren einer Struktur geeignet. Die Umhüllung des Innenraumes geht dabei jedoch verloren, so dass sich zum Beispiel bei Ausgussmodellen der Cochlea einige wesentliche Merkmale nicht darstellen lassen.

Die aufwändige Plattenmodelliermethode (Born, 1883) und davon abgeleitete Verfahren ermöglichen zwar eine detailgetreuere Wiedergabe der anatomischen Verhältnisse, erlauben jedoch (wie alle bisher erwähnten Methoden) nur die Darstellungen einer begrenzten Anzahl anatomischer Strukturen in einem einzigen festgelegten Maßstab.

Die Genauigkeit modellierter anatomischer Präparate ist sehr materialabhängig. So lässt z. B. das leicht zu bearbeitende Styropor keine exakte Wiedergabe feiner Strukturen zu, da das Material nicht alle gewünschten bzw. notwendigen Verformungen und Bearbeitungen erlaubt. Mit Hilfe der Computertechnik kann jedes Schnittpräparat, das eine digitale Aufarbeitung und eine Differenzierbarkeit der darzustellenden Struktur zulässt, für diese Art der Rekonstruktion genutzt werden. Während am Mikroskop immer nur ein Schnitt betrachtet werden kann, zeigt der Computer beliebig viele digitalisierte Schnitte parallel an. Das Austauschen von Objektträgern entfällt, so dass der Vergleich mehrerer Schnitte einfacher, schneller und komfortabler wird. Eine computergestützte Rekonstruktion bietet den Vorteil, dass jeder Arbeitsschritt zu jedem beliebigen Zeitpunkt vor, während und nach der Erstellung des Modells wiederholt bzw. korrigiert werden kann. Selbst innerhalb einer fertigen Rekonstruktion kann die Alignierung der Schnittebenen verändert werden, falls am 3D-Modell Fehler sichtbar geworden sind. Der Computer unterstützt jeden Rekonstruktionsschritt. Sowohl bei der Ausrichtung (Alignierung), Kippung, Vergrößerung der Fotos und bei der eigentlichen Rekonstruktion, als auch bei Entscheidungen zur Visualisierung werden durch automatisierte Routinen innerhalb der Software Lösungen vorgeschlagen, die Schritt für Schritt durch den Benutzer geändert werden können. In den meisten Fällen ist jedoch keine bzw. wenig manuelle Nachbearbeitung erforderlich. Die Anzahl der Abbildungen ist kaum begrenzt. Jederzeit kann die Zahl der Schnitte verändert werden. Damit erreicht die Computerrekonstruktion eine größere Genauigkeit als andere Methoden.

Neben der hier verwendeten Computerrekonstruktion gibt es neuere Verfahren zur Visualisierung anatomischer Präparate. Vielversprechend scheint die Verwendung von Computertomographieverfahren. Bei einem CT-Scan werden unterschiedliche Gewebeschichten durch mathematische Rechenmodelle gegeneinander abgegrenzt. Moderne μ -CT-Anlagen können auch bei kleinen Objekten, wie z. B. den hier untersuchten embryonalen Craniae, nicht nur Knochenstrukturen sondern auch weichere Gewebe wie Gefäße und Muskeln darstellen. Damit steht ein nicht destruktives Verfahren zur Herstellung von digitalen Schnittserien zur Verfügung.

Da ein solches bildgebenes Verfahren für die vorliegende Arbeit nicht zur Verfügung stand, sind schon vorhandene und neu gefertigte histologische Schnittserien der zu untersuchenden Objekte verwendet worden. Um aus diesem Material eine aussagefähige dreidimensionale Darstellung zu erhalten, wurde auf ein vorhandenes computergestütztes Rekonstruktionsverfahren zurückgegriffen, das hier erstmalig für die Untersuchung von Säugetieren eingesetzt worden ist. Die Anwendung dieses Verfahrens scheint immer dann von Vorteil zu sein, wenn auf histologische Schnittserien zurückgegriffen werden muss.

Die Möglichkeiten einer allometrischen Analyse der histologischen Schnitte und des 3D-Modells sind ein besonderer Vorteil von computergestützten Rekonstruktionen. Da die Schnittbilder vor der Rekonstruktion maßstabgerecht angepasst werden, sind Längen, Abstände und Volumina beliebiger Strukturen zu ermitteln, was vergleichende Untersuchungen verschiedener Taxa erleichtert.

Der digitalen Nachbearbeitung sind keine Grenzen gesetzt. Farbmarkierungen, Transparenz und Maßstab können beliebig verändert werden.

Am Computer werden im Gegensatz zu allen vorher genannten Methoden die rekonstruierten einzelnen Elemente (Knochen, Knorpel, Gefäße und Muskeln) zu einem Modell zusammengefügt. Auf Grund dieser Besonderheit kann je nach Fragestellung aus den einzelnen dreidimensionalen Elementen eine Vielzahl von Teilrekonstruktionen erstellt werden. Innenansichten (z.B. des Naseninnenraumes), angeschnittene Flächen (Ansichten der Knochennähte) und Teilrekonstruktionen (z. B. Nerven oder Gefäße) lassen sich für jede Zielsetzung einzeln darstellen oder kombinieren.

Die dreidimensionale Darstellung verbessert im Vergleich zur graphischen Rekonstruktion das Erkennen und Interpretieren von Rundungen, Vertiefungen und anderen Oberflächenstrukturen. Nur der räumliche Eindruck und die Visualisierung im Verhältnis zu anderen Merkmalskomplexen lassen die topografischen Verhältnisse z. B. am Schädel sichtbar werden.

Im Vergleich zu anderen Methoden bleiben alle Arbeitsschritte im Computer gespeichert. Sie lassen sich jederzeit nachvollziehen. Die Detailtreue ist überprüfbar. Durch die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse bietet das Rechnermodell wesentliche Vorteile gegenüber herkömmlichen Verfahren.

Es konnte ein dreidimensionales Modell eines zwei Tage alten *Macroscelides proboscideus*-Schädels rekonstruiert werden. An ihm lässt sich die Anatomie und Topographie dieses, in der Literatur bisher nicht beschriebenen Gesamtpräparats, erkennen. Unter anderem war es so möglich, die genaue Lage und Form des Innenohres und der Cartilago lateralis zu bestimmen. Es konnte gezeigt werden, dass diese Methode im Gegensatz zum nichtdestruktiven μ -CT immer dann von Vorteil ist, wenn histologische Schnittserien zu untersuchen sind.

5 Zusammenfassung

An Hand einer Reihe Ontogenesestadien (vom Fötus bis zum Adultus) konnte die Entwicklung ausgewählter Bereiche des Schädels von *Macroscelides proboscideus* dargestellt werden. Die bisher beschriebenen morphologisch-anatomischen Befunde der Macroscelidea wurden um einige neue Untersuchungsergebnisse für *Macroscelides proboscideus* erweitert. Die Befunde der Craniogenese vom *Macroscelides proboscideus* wurden mit *Elephantulus spec.*, anderen Macroscelidea und *Orycteropus afer* verglichen. Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war es, mit einer umfassenden Literaturrecherche die historische Entwicklung der phylogenetischen Einordnung von *Macroscelides proboscideus* zusammenzutragen und bereits beschriebene phylogenetische Merkmale neu zu beurteilen. In der Literatur findet sich bisher keine umfassende grafische Darstellung der gesamten Anatomie des Kopfes von *Macroscelides proboscideus*.

In der vorliegenden Arbeit wurden bisher nicht beschriebene Synapomorphien der Macroscelidea dargestellt, die einen Beitrag zur Erstellung des Grundmusters dieser Gruppe leisten. Damit wurde ein Grundlage für weitergehende phylogenetische Analysen gelegt. Erst vergleichende Untersuchungen weiterer Gruppen werden die Relevanz der hier dargestellten Befunde und Synapomorphien für phylogenetische Einordnungen erkennen lassen.

Um die bisher verwendeten phylogenetischen Merkmale zu überprüfen, wurden Schnittserien der Köpfe von vier Individuen von *Macroscelides proboscideus* mit histologischen Verfahren hergestellt und miteinander verglichen. Dabei konnten folgende Befunde erhoben werden:

- Bei *Macroscelides proboscideus* wurde ein bisher nur bei *Elephantulus brachyrhynchus* und *Elephantulus myurus* beschriebener Knorpel gefunden, der hier als Cartilago lateralis bezeichnet wird
- Es ließ sich nachweisen, dass bei *Macroscelides proboscideus* diese Cartilago lateralis als rostraler Ursprung des Musculus maxillo-labialis ventralis dient. Wird dieser Befund für weitere Vertreter der Sengis bestätigt, könnte es sich um eine Autapomorphie der Macroscelidea handeln
- Es konnte bestätigt werden, dass das Rostralorgan durch drei Muskeln bewegt wird: den Musculus dilatator nasi, den Musculus maxillo-labialis ventralis und den Musculus maxillo-labialis dorsalis
- Bei den Macroscelidea reicht die Zona annularis fast bis an die Nares heran

- Die Flexibilität der verlängerten Nase wird durch Knorpellücken hauptsächlich im Tectum nasi und im Paries nasi gewährleistet. Diese Knorpellücken können als Autapomorphie der Macroscelidea innerhalb der Afrotheria gelten
- Ein fehlender Processus postorbitalis des Frontale scheint für *Macroscelides proboscideus* abgeleitet zu sein
- Das Foramen subopticum, das bei den Orycteropodidae fehlt, ist eine Apomorphie der Sengis
- In der frühen Ontogenese verwächst bei den Macroscelidea die Cartilago tubae auditivae mit dem rostralen Entotympanicum
- Das caudale Entotympanicum verknöchert früh in der Ontogenese. Dieser Befund konnte schon am 30,5 mm langen Embryo erhoben werden
- Die hohe Anzahl der an der Bildung der Capsula auditiva beteiligten Knochenelemente kann als Autapomorphie der Macroscelidea innerhalb der Afrotheria gelten
- Geht man davon aus, dass die eher abgerundete Schädelform von *Macroscelides proboscideus* eine Pleisomorphie ist, muss die Sattelbildung der Sutura sagittalis aller anderen Vertreter der Macroscelidea als abgeleitet innerhalb der Sengis gelten
- Die exakte Topographie des Innenohres bei einem zwei Tage alten Sengi konnte ermittelt und die räumliche Anordnung der Bogengänge vermessen werden, um späteren Untersuchungen eine weitere Datengrundlage zu liefern

Für alle Macroscelidea konnte das Fehlen einer breiten Suture zwischen Frontale und Alisphenoid bestätigt werden. Dies scheint eine Synapomorphie der Sengis innerhalb der Afrotheria zu sein. Damit könnte neben dem morphologischen Merkmal Vier-lappiger Alantois-Sack (Mess und Carter, 2006), dieser Befund die molekular begründete Afrotheria-Hypothese stützen.

Die Variabilität einiger cranialer Merkmale sowohl innerhalb der Macroscelidea als auch innerhalb der Afrotheria deutet auf kein spezifisches Muster in der Craniogenese hin. Eine genauere Bestimmung der Schwestertaxa der Sengis im Stammbaum der Afrotheria ist durch die vorliegende Untersuchung nicht möglich. Die eindeutig basale Position der Macroscelidea innerhalb des Stammbaums der Afrotheria, die auf wenigen Fossilien gestützte phylogenetische Entwicklung, die bis heute nicht geklärten intrafamiliären Beziehungen innerhalb der Macroscelididae und die fehlenden cranialen Apomorphien der Afrotheria lassen viel Raum für weitergehende vergleichende Untersuchungen. Eine ausstehende Zusammenführung aller

bisher erhobenen Befunde und der Vergleich der bereits bekannten Merkmale der Afrotheria miteinander könnten weiteren Aufschluss über die taxonomischen Beziehungen zwischen den Vertretern dieser Gruppe liefern.

Nach den hier beschriebenen Befunden könnten insbesondere Untersuchungen folgender Aspekte an ontogenetischem Material verschiedener Afrotheria mögliche phylogenetische Merkmale für die Afrotheria belegen:

- Der Processus postorbitalis des Frontale
- Die postero-laterale Ausrichtung der Fenestra rotunda
- Ein gut entwickelter Processus tympanicus des Alisphenoids
- Das Fehlen eines breiten fronto-alisphenoidalen Kontakts innerhalb der Orbita
- Das Vorhandensein eines caudalen Entotympanicums
- Die ontogenetische Entwicklung der Position und Größe des Canalis infraorbitalis.

Im Verlauf der vorliegenden Arbeit hat sich gezeigt, dass die exemplarische Beschreibung von *Rhynchocyon spec.* oder *Petrodromus tetradactylus* als Vertreter aller Macroscelidea zu ungenauen bzw. falschen Ergebnissen führt. *Macroscelides proboscideus* ist in vielen cranialen Merkmalen so verschieden von den anderen Arten, dass nur der Vergleich aller Taxa miteinander Aufschluss über die wirkliche Merkmalsausprägung innerhalb der Sengis geben würde.

Zur klaren Darstellung eines Gesamtpräparates ist ein geeignetes Rekonstruktionsverfahren notwendig. Wegen des Zeit- und Kostenaufwandes bei der Herstellung bisher üblicher Modelle bietet sich eine computergestützte 3D-Rekonstruktion als leicht zu handhabendes Verfahren an. Deshalb wurde eine histologische Schnittserie digital fotografiert und als Grundlage für eine computergestützte 3D-Rekonstruktion verwendet. Obwohl mit den bisherigen Rekonstruktionsverfahren technisch nicht vergleichbar, geben die virtuellen Abbildungen eine räumliche Darstellung des Objekts wieder. Es wurde gezeigt, dass in einem Modell sowohl die Anatomie des gesamten Kopfes als auch Details, wie z. B. die Gehörknöchelchen, deutlich darstellbar sind, wodurch sich eine größere Anzahl an vergleichbaren Merkmalen gegenüber herkömmlichen Modellen ergibt. Eine Anwendung dieses Verfahrens am Kopf von Säugetieren mit Hilfe der Software „AnalySIS“ ist bisher nicht publiziert worden. Die innere und äußere Anatomie der untersuchten Sengis-Köpfe konnte dreidimensional bis zu einem Maßstab von 1:100 dargestellt werden.

Mit dem ComputermodeLL steht eine bisher nicht beschriebene, nun allgemein zugängliche Darstellung der Gesamtanatomie eines Stadiums des *Macroscelides proboscideus*-Schädels zur Verfügung.

Bibliographie

- Archibald, J. D.; Deutschman, D. H. (2001): Quantitative Analysis of the Timing of the Origin and Diversification of Extant Placental Orders, *Journal of Mammalian Evolution* (vol. 8), No. 2, pp. 107-124.
- Arnason, U.; Janke, A. (2002): Mitogenomic Analyses of Eutherian Relationships, *Cytogenet. Genome Res.* (vol. 96), pp. 20 - 32.
- Asher, R. J. (2001): Cranial Anatomy in Tenrecid Insectivorans: Character Evolution Across Competing Phylogenies, *Am. Mus. Novit.* (vol. 3352), p. 54.
- Asher, R. J.; Novacek, M. J.; Geisler, J. H. (2003): Relationship of Endemic African Mammals and their Fossil Relatives Based on Morphological and Molecular Evidence, *Journal of Mammalian Evolution* (vol. 10), No. 1/2, pp. 131 - 194.
- Benton, M. J. (2001): Finding the Tree of Life: matching phylogenetic Trees to the fossil record through the 20th century, *Proc. R. Soc. Lond. B* (vol. 268), pp. 2123 - 2130.
- Bjerring, H. C. (2000): On the so-called Cavum orbitonasale, *Acta Zool. (Stockh.)* (vol. 81), pp. 167 - 175.
- Boas, J. E. V.; Paulli, S. (1908): The Elephant's head, G. Fischer, Jena.
- Bolk, L. (1917): Anatomische Bemerkungen über einen Fetus von *Elephas Africanus*, *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen* (vol. 19), No. 6, pp. 3 - 40.
- Born, G. (1883): Die Plattenmodelliermethode, *Arch. Mikr. Anat.* (vol. 22), pp. 584 - 599.
- Bronner, G. N. (2003): Afrotheria: Cinderella of Mammalian Systematics, 9th International African Small Mammals Symposium, Sokoine University of Agriculture, Morogoro.
- Broom, R. (1896): On the comparative anatomy of the Organ of Jacobson in Marsupials, *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* (vol. 21), pp. 591 - 623.
- Broom, R. (1897): A contribution to the Comparative Anatomy of the Mammalian Organ of Jacobson, *Trans. R. Soc. Edinburgh* (vol. 39), pp. 231 - 255.
- Broom, R. (1902): On the Organ of Jacobson in the Elephant-Shrew, *Proc. Zool. Soc. London* (vol. 1), pp. 224 - 228.
- Broom, R. (1915): On the Organ of Jacobson and its Relations in the "Insectivora" Part II *Talpa*, *Centetes* and *Chrysochloris*, *Proc. Zool. Soc. London* (vol. 25), pp. 347 - 354.
- Broom, R. (1938): Note on the Premolars of the Elephant-Shrews, *Ann. Transv. Mus.* (vol. 19), pp. 251 - 252.
- Brown, R. K. (1963): Observations on the Elephant-Shrews (Macroscelididae) of Equatorial Africa, *Proc. Zool. Soc. London* (vol. 143), pp. 103 - 119.
- Bugge, J. (1972): The cephalic arterial system in the Insectivores and the Primates with Special Reference to the Macroscelidea and Tupaioidea and the Insectivore-Primate Boundary, *Z. Anat. Entwicklungsgesch.* (vol. 135), pp. 279 - 300.
- Butler, P. M. (1956): The Skull of Ictops and the classification of the Insectivora, *Proc. Zool. Soc. London* (vol. 126), pp. 453 - 481.
- Butler, P. M. (1972): The Problem of Insectivore Classification, Joysey, K. A. and Kemp, T. S., *Studies in Vertebrate Evolution* pp. 253 - 265, Oliver and Boyd, Edinburgh.

- Butler, P. M. (1995): Fossil Macroscelidea, *MAMMAL REV* (vol. 25), No. 1/2, pp. 3 - 14.
- Carano, M. T.; Wible, J. R. (2006): *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles : a Volume Honoring James Allen Hopson*; University of Chicago 2006.
- Carlsson, A. (1909): Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insectivoren, *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere* (vol. 28), No. 4, pp. 349 - 400.
- Carlsson, A. (1922): Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae, *Acta Zool* (vol. 18), pp. 227 - 270.
- Carter, A. M., Blankenship, T. N., Enders, A. C.; Vogel, P. (2006): The Fetal Membranes of the Otter Shrews and a Synapomorphy for Afrotheria, *Placenta* (vol. 27), pp. 258 - 268.
- Colbert, E. H. (1941): A Study of *Orycteropus gaudri* from the Island of Samos, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist* (vol. 78), pp. 305 - 351.
- Coldiron, R. W. (1977): On the Jaw Musculature and Relationships of *Petrodomus tetradactylus* (Mammalia, Macroscelidea), *Am. Mus. Novit.* (vol. 2613), pp. 1 - 12.
- Corbet, G. B. (1971): Family Macroscelididae, Meester, J.; Setzer, H.W. (ed.), *The Mammals of Africa - an identification manual* pp. 1 - 6, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Corbet, G. B. (1995): A Cladistic Look at Classification within the Subfamily Macroscelidinae based upon Morphology, *MAMMAL REV* (vol. 25), No. 1/2, pp. 15 - 17.
- Corbet, G. B.; Neal, B. R. (1965): The Taxonomy of the Elephant-Shrews of the Genus *Petrodromus*, with special reference to the East African Coast, *Rev. Zool. Bot. afr.* (vol. 71), pp. 49 - 78.
- Corbet, G. B.; Hanks, J. (1968): A Revision of the Elephant-Shrews, Family Macroscelididae, *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)* (vol. 16), No. 2, pp. 47 - 111.
- Coster, S.; Ribble, D. O. (2005): Density and cover preferences of Black-and-rufous elephant-shrews (*Rhynchocyton petersi*) in Chome Forest, Tanzania, *Belg. J. Zool.* (vol. 135 suppl.), pp. 175 - 177.
- Cox, P. G. (2006): Character evolution in the orbital region of the Afrotheria, *J. Zool. Lond.* (vol. 269), No. 4, pp. 514 - 526.
- Cuvier, G. (1836): Sur l'osteologie des Tatous et de l'Orycterope, D'Ocagne, E. (ed.), *Recherches sur les ossements fossiles* (vol. 8), quatrieme Edition. ed., pp. 223 - 269, Paris.
- de Beer, G. (1937): *The development of the vertebrate skull*, Oxford University Press, Oxford.
- de Jong, W. W.; Leunissen, J. A. M.; Wistow, G. J. (1993): Eye Lens Crystallins and the Phylogeny of Placental Orders: Evidence for a Macroscelid-Paenungulate Clade?, Szalay, F. S., Novacek, M. J., McKenna, M.C. (eds.), *Mammal Phylogeny* pp. 5 - 12, Springer Verlag, New York.
- Delsuc, F.; Catzflies, F. M.; Stanhope, M. J.; Douzery, E. J. P. (2001): The evolution of Armadillos, Anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua, *Proc. R. Soc. Lond. B* (vol. 268), pp. 1605 - 1615.
- Dengler-Crish, C. M.; Crish, S. D.; O'Riain, M. J.; Catania, K. C. (2006): Organization of the somatosensory cortex in elephant shrews (*E. edwardii*), *The Anatomical Record Part*

- A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology (*vol. 288A*), No. 8, pp. 859-866.
- Dilg, C. (1909): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und postembryonalen Entwicklung des Schädels bei *Manatus inunguis* Natt, Gegenbaurs Morphol. Jahrb. (*vol. 39*), No. 1, pp. 83 - 145.
- Doran, H. G. (1879): The Mammalian Ossicula Auditus, Trans. Linn. Society London (2) (*vol. 1*), pp. 371 - 497.
- Douady, C. J.; Catzeflis, F.; Raman, J.; Springer, M. S.; Stanhope, M. J. (2003): The Sahara as a vicariant agent, and the role of Miocene Events, in the Diversification of the Mammalian Order Macroscelidea (elephant shrews), Proc. Nat. Acad. Sci. USA (*vol. 100*), No. 14, pp. 8325 - 8330.
- Douady, C. J.; Chatelier, P. I.; Madsen, O.; de Jong, W. W.; Catzeflis, F.; Springer, M. S.; Stanhope, M. J. (2002): Molecular Phylogenetic Evidence Confirming the Eulipotyphla Concept and in Support of Hedgehogs as the sister group to shrews, Mol. Phylogenet. Evol. (*vol. 25*), pp. 200 - 209.
- Douady, C. J.; Douzery, E. J. P. (2003): Molecular Estimation of Eulipotyphlan divergence times and the Evolution of "Insectivora", Mol. Phylogenet. Evol. (*vol. 28*), pp. 285 - 296.
- Douady, C. J. G. (2001): Molecular Phylogenetics of the Insectivora, Ph.D. Dissertation, Faculty of Science & Agriculture, The Queen's University, Belfast.
- du Toit, A. E. (1942): The Nasal Region of the Chondrocranium of *Elephantulus*, S. Afr. J. Med. Sci. (*vol. 7*), pp. 33 - 49.
- Evans, F. G. (1942): The Osteology and Relationships of the Elephant-Shrews (Macroscelidea), Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (*vol. 80*), pp. 85 - 125.
- Feneis, H. (1998): Anatomisches Bildwörterbuch der internationalen Nomenklatur, 8. Auflage. ed., Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Findlay, G. H. (1943): The Development of the Auditory Ossicles in the Elephant Shrew, the Tenrec and the Golden Mole, Proc. Zool. Soc. London Ser. B, pp. 91 - 99.
- Fischer, M. S. (1987): Die Oberlippe der Elefanten, Z. Säugetierkunde (*vol. 52*), pp. 262 - 263.
- Fischer, M. S. (1988): Zur Anatomie des Gehörorgans der Seekuh (*Trichechus manatus* L.), (Mammalia: Sirenia), Zeitschrift der Säugetierkunde (*vol. 53*), pp. 365 - 379.
- Fischer, M. S. (1989): The ontogenesis of the tympanic region of the procaviidae (Mammalia: Hyracoidae), Gegenbaurs Morphol. Jahrb. (*vol. 135*), No. 6, pp. 795 - 840.
- Fischer, M. S.; Tassy, P. (1993): The Interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, and Mesaxonia: The Morphological Evidence, Szalay, F. S.; Novacek, M. J., McKenna, M.C. (eds.), Mammal Phylogeny pp. 217 - 234, Springer Verlag, New York.
- Fitzgibbon, C. D. (1995): Comparative Ecology of two Elephant-Shrew Species in a Kenyan Coastal Forest, MAMMAL REV (*vol. 25*), No. 1/2, pp. 19 - 30.
- Fitzinger, L. J. (1867): Über die natürliche Familie der Rohrrüssler (Macroscelides) und die derselben angehörigen Arten, Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (*vol. 56*), No. 12, pp. 2 - 28.
- Fitzsimons, F. W. (1920): The natural history of South Africa (*vol. 4*), Longmans, Green and Co., London.

- Fleischer, G. (1973): Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen, SAEUGETIERKD MITT (vol. 21), pp. 131 - 239.
- Freund, L. (1908): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schädels von *Halicore dugong* Erxl. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, (vol. 7), pp: 42 - 108.
- Gaudin, T. J.; Branham, D. G. (1998): The Phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the Relationship of *Eurotamandua* to the Vermilingua, Journal of Mammalian Evolution (vol. 5), No. 3, pp. 237 - 265.
- Gaupp, E. (1900): Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*, Anatomy and Embryology (vol. 15), No. 3, pp. 434 - 594.
- Gaupp, E. (1902): Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel, Anatomy and Embryology (vol. 19), No. 1, pp. 155-230.
- Gaupp, E. (1905): Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel, Anat. Anz. (vol. 27), pp. 273 - 310.
- Gaupp, E. (1908): Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata*, Semon. Zool. Forschungsreisen in Australien (vol. 6), pp. 539 - 788.
- Genschow, J. (1934): Über den Bau und die Entwicklung des Geruchsorgans der Sirenen, ZOOMORPHOLGY (BERL) (vol. 28), No. 4, pp. 402 - 444.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1829): Notice sur un nouveau genre de mammifères insectivores nouvellement établi par M. Smith, et nommé *Macroscelides*, Annls. Sci. nat. (vol. 18), pp. 165 - 173.
- Giere, P. (2002): Grundplanrekonstruktion und Ontogenese der Orbitotemporalregion der "Eulipotyphla" (Mammalia), Dissertation, Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin.
- Giere, P.; Freyer, C.; Zeller, U. (1999): Opening of the Mammalian Vomeronasal Organ with Respect to the Glires Hypothesis: A Cladistic Reconstruction of the Therian Morphotype, Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe (vol. 75), pp. 247 - 255.
- Goebbel, L.; Fischer, M. S.; Smith, T.D.; Wible, J.R.; Bhatnagar, K.P. (2004): The vomeronasal organ and associated structures of the fetal African elephant, *Loxodonta africana* (Proboscidea, Elephantidae), Acta Zool. (vol. 95), pp. 41 - 52.
- Gregory, W. K. (1910): The Orders of mammals, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (vol. 27), 524 Seiten.
- Haeckel, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen, Reimer, Berlin.
- Hallström, B. M.; Kullberg, M.; Nilsson, M. A.; Janke, A. (2007): Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups, Mol. Biol. Evol. (Vol.24), No. 9, pp. 2059 - 2068.
- Hartenberger, J. L. (1986): Hypothese paleontologique sur l'origine des Macroscelidea (Mammalia), C. R. Acad. Sci. Ser. II (vol. 302), pp. 247 - 249.
- Helgen, K. M. (2003): Major Mammalian Clades: a review under consideration of molecular and palaeontological evidence, MAMM BIOL (vol. 68), pp. 1 - 15.
- Hoesch, W. (1959): Zur Jugendentwicklung der Macroscelididae, Bonn. zool. Beitr. (vol. 10), No. 3/4, pp. 263 - 265.

- Huang, G. T.; Rosowski, J. J.; Ravicz, M. E.; Peake, W. T. (2002): Mammalian Ear Specialisations in Arid Habitats: Structural and Functional Evidence from Sand Cat (*Felis margarita*), *J Comp Physiol A* (vol. 188), pp. 663 - 681.
- Hyrtyl, J. (1845): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere, Verlag von Friedrich Ehrlich, Prag.
- Ihlau, J.; Kachel, F.; Zeller, U. (2006): Graphical description of the ventral side of a sengi's (*Macroscelides proboscideus*) skull, *Afrotherian Conservation* (vol. 4), pp. 11 - 12.
- Jaeger, G. (1862/63): Über die Entwicklung und die Zusammensetzung des Wirbelthierkopfes, *Schriften des Vereines zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien* (vol. 3), pp. 379-416.
- James, P. S. B. R. (1974): Osteological Study of Dugong Dugong-Dugon (Sirenia) from India, *Marine Biology* (vol. 27), No. 2, pp. 173-184.
- Kaiser, H. E. (1974): Morphology of the Sirenia, S. Krager Verlag, Basel, München, Paris, London, New York, Sydney.
- Kerley, G. I. H. (1995): The Round-Eared Elephant-Shrew *Macroscelides proboscideus* (Macroscelidea) as an Omnivore, *MAMMAL REV* (vol. 25), No. 1/2, pp. 39 - 44.
- Kingdon, J. (1974): East African Mammals - An Atlas of Evolution in Africa (vol. II (A)), Academic Press, London, New York.
- Kingdon, J. (1997): Elephant-Shrews, or Sengis, *The Kingdon field guide to African Mammals* pp. 147 - 152, Academic Press, New York.
- Klauer, G. (1984): The Macroscopical and Microscopical Anatomy of the External Nose in *Tarsius bancanus*, Niemitz, C. (ed.), *Biology of Tarsiers* pp. 291 - 302, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Kratzing, J. E.; Woodall, P. F. (1988): The Rostral Nasal Anatomy of two Elephant-Shrews, *J. Anat.* (vol. 157), pp. 135 - 143.
- Kuhn, H.-J. (1971): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus*, *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* (vol. 528), pp. 1 - 192.
- Le Gros Clark, W. E. (1926): A Monograph of *Orycteropus afer* - III The Skull, *Proc. Zool. Soc. London* (vol. 30), pp. 445 - 485.
- Lichtenstein, H. (1831): Darstellung neuer oder wenig bekannter Säugethiere, Luderitz, Berlin.
- Lindahl, P. E. (1946): On some Archaic Features in the Developing Central Stem of the Mammalian Chondrocranium, *Acta Zool. (Stockh.)* (vol. 17), pp. 91 - 100.
- Liu, F-G R.; Miyamoto, M. M. (1999): Phylogenetic Assessment of Molecular and Morphological Data for Eutherian Mammals, *Syst. Biol.* (vol. 48), No. 1, pp. 54 - 64.
- MacDonald, D. (Hrsg.) (2001): Die große Enzyklopädie der Säugetiere, Tandem Verlags GmbH, Königswinter.
- MacPhee, R. D. E. (1981): Macroscelidea, Auditory Regions of Primates and Eutherian Insectivores (vol. 18) pp. 169 - 190, S. Karger Verlag, Basel.
- MacPhee, R. D. E.; Novacek, M. J. (1993): Definition and Relationship of Lipotyphla, Szalay, F. S.; Novacek, M. J.; McKenna, M.C. (eds.), *Mammal Phylogeny* (vol. 2) pp. 13 - 31, Springer Verlag, New York.

- Madsen, O.; Deen, P. M. T.; Pesole, G.; Saccone, C.; de Jong, W. W. (1997): Molecular Evolution of Mammalian Aquaporin-2: Further Evidence that Elephant Shrew and Aardvark Join the Paenungulate Clade, *Mol. Biol. Evol.* (vol. 14), No. 4, pp. 363 - 371.
- Madsen, O.; Scally, M.; Douady, C. J.; Kao, D. J.; DeBry, R. W.; Adkins, R.; Amrine, H. M.; Stanhope, M. J.; de Jong, W. W.; Springer, M.S. (2001): Parallel Adaptive Radiations in two Major Clades of Placental Mammals, *Nature* (vol. 409), pp. 610 - 614.
- Maier, W. (1987): The Ontogenetic Development of the Orbitotemporal Region in the Skull of *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Marsuialia), and the Problem of the Mammalian Alisphenoid, Kuhn, H-J., Zeller, Ulrich (eds.), *Mammalia depicta - Beihefte zur Zeitschrift für Säugetierkunde (Heft 13)* pp. 71 - 90, Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Maier, W. (1991): Aspects of Ontogenetic Development of Nasal and Facial Skeletons in Primates, Pfeifer, G. (ed.), *Craniofacial Abnormalities and Clefts of the Lip, Alveolus and Palate*, Thieme, Stuttgart.
- Maier, W. (1993): Cranial Morphology of the Therian Common Ancestor, as suggested by the Adaptions of Neonate Marsupials, Szalay, F. S., Novacek, M. J., McKenna, M.C. (eds.), *Mammal Phylogeny* pp. 165 - 181, Springer Verlag, New York.
- Maier, W. (2002): Zur funktionellen Morphologie der rostralen Nasenknorpel bei Soriciden, *MAMM BIOL* (vol. 67), pp. 1 - 17.
- Malia, M. J.; Adkins, R. M.; Allard, M. W. (2002): Molecular Support for Afrotheria and the Polyphyly of Lipotyphla Based on Analysis of the Growth Hormone Receptor Gene, *Mol. Phylogenet. Evol.* (vol. 24), pp. 91 - 101.
- Martin, F. (2004): Organisationsprinzipien zielgerichteter Bewegungen flexibler Greiforgane, *Disseration, Fachbereich Biologie, Freie Universität Berlin*.
- Mason, M. J. (2003): Morphology of the middle ear of Golden moles (Chrysochloridae), *J. Zool. Lond.* (vol. 260), No. 4, pp. 391 - 403.
- Matson, J. O.; Blood, B. R. (1997): Morphological Variability and Species Limits in Elephant-Shrews (*Elephantulus intufi* and *E. rupestris*) from Namibia, *Mammalia* (vol. 62), No. 1, pp. 77 - 93.
- Matthes, E. (1921): Neuere Arbeiten über das Primordialkranium der Säugetiere, *ERGEB ANAT ENTWICKLUNGSGESCH* (vol. 23), pp. 669 - 912.
- Matthes, E. (1923): Neuere Arbeiten über das Primordialkranium der Säugetiere. II. Teil, *ERGEB ANAT ENTWICKLUNGSGESCH* (vol. 24), pp. 117 - 243.
- Matthew, W. D. (1909): The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene, *Mem. Am. Mus. Nat. Hist* (vol. 9), pp. 291 - 567.
- McDowell, S. B. Jr. (1958): The greater antillean Insectivores, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* (vol. 115), No. 3, pp. 113 - 214.
- Meester, J. A. J.; Rautenbach, I. L.; Dippenaar, N.J.; Baker, C. M. (1986): Order Macroscelidea, Classification of southern African Mammals (vol. 5) pp. 308 - 314, Transvaal Museum, Pretoria.
- Meinertz, T. (1978): Die Facialismuskulatur der Insektenfresser (Insectivora), *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.* (vol. 124), No. 3, pp. 385 - 409.

- Mess, A. (1997): Ontogenetische und phylogenetisch-systematische Studie zur Ethmoidal- und Orbitalregion der Hystricognathi (Rodentia), Dissertation, Spezielle Zoologie, Universität Tübingen.
- Mess, A., Carter, A. M. (2006): Evolutionary transformations of fetal membrane characters in Eutheria with special reference to Afrotheria, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* (vol. 306B), No. 2, pp. 140-163.
- Mivart, G. (1867): Notes on the Osteology of the Insectivora, *J. Anat.* (vol. 2), pp. 143 - 144.
- Mivart, G. (1868): Notes on the Osteology of the Insectivora Part I, *J. Anat.* (vol. 1), pp. 15 - 18.
- Mouchaty, S. K.; Gullberg, A.; Janke, A.; Arnason, U. (2000): Phylogenetic Position of the Tenrecs (Mammalia: Tenrecidae) of Madagascar Based on Analysis of the Complete Mitochondrial Genome Sequence of *Echinops telfairi*, *Zool. Scr.* (vol. 29), pp. 307 - 317.
- Muller, J. (1934): The Orbitotemporal Region of the Skull of the Mammalia, *ARCH NEERL ZOOL* (vol. 1), pp. 118 - 259.
- Murphy, W. J.; Eizirik, E.; O'Brien, S. J.; Madsen, O.; Scally, M.; Douady, C. J.; Teeling, E., Ryder, O. A.; Stanhope, M. J.; de Jong, W. W.; Springer, M. S. (2001): Resolution of the Early Placental Mammal Radiation Using Bayesian Phylogenetics, *Science* (vol. 294), pp. 2348 - 2351.
- Neal, B. R. (1995): The Ecology and Reproduction of the Short-Snouted Elephant-Shrew, *Elephantulus brachyrhynchus*, in Zimbabwe with a Review of the Reproductive Ecology of the Genus *Elephantulus*, *MAMMAL REV* (vol. 25), No. 1/2, pp. 51 - 60.
- Nicoll, M. E.; Rathbun, G. B. (1990): African Insectivora and Elephant-Shrews: An Action Plan for their Conservation, IUCN, Gland, Schweiz.
- Novacek, M. J. (1980): Cranioskeletal Features in Tupaiids and Selected Eutheria as Phylogenetic Evidence, Lockett, W. P., *Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree Shrews* pp. 35 - 93, Plenum Press, New York.
- Novacek, M. J. (1984): Evolutionary stasis in the Elephant-Shrew, *Rhynchocyon*, Eldridge, N.; Stanley, S. M., *Living fossils* pp. 4 - 22, Springer Verlag, New York.
- Novacek, M. J. (1992): Mammalian Phylogeny: Shaking the Tree, *Nature* (vol. 356), pp. 121 - 125.
- Novacek, M. J.; Wyss, A. R. (1986): Higher-Level Relationships of the Recent Eutherian Orders: Morphological Evidence, *Cladistics* (vol. 2), No. 3, pp. 257 - 287.
- Olbricht, G.; Kern, C.; Vakhrusheva, G. (2006): Einige Aspekte der Fortpflanzungsbiologie der Kurzohr-Rüsselspringer (*Macroscelides proboscideus* A. Smith, 1829) in Zoologischen Gärten unter besonderer Berücksichtigung von Drillingsgeburten; *Zool. Garten N. F.* (vol. 5-6), pp. 304 - 316.
- Parker, W. K. (1885): On the Structure and Development of the Skull in the Mammalia, part 3, Insectivora, *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. A* (vol. 176), No. 1, pp. 121 - 276.
- Patterson, B. (1965): The Fossil Elephant-Shrews (Family Macroscelididae), *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.* (vol. 133), No. 6, pp. 295 - 335.
- Perrin, M. (1995): The biology of elephant-shrews: introduction, *MAMMAL REV* (vol. 25), No. 1/2, pp. 1 - 2.

- Peters, W. C. H. (1852): *Naturwissenschaftliche Reise nach Mosambique - Säugethiere*, Abhand. der königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin.
- Rankin, J. J. (1965): Notes on the ecology, capture and behaviour in captivity of the elephant shrew *Nasilio brachyrhynchus brachyrhynchus* (A. Smith), *Zool. Afr. (vol. 1)*, pp. 73 - 80.
- Rathbun, G. B. (1979): The Social Structure and Ecology of Elephant-Shrews, *Fortschr Verhaltensforsch (vol. 20)*, p. 76.
- Rathbun, G. B. (1995): Conservation Issues and Strategies for Elephant-Shrews, *MAMMAL REV (vol. 25), No. 1*, pp. 79 - 86.
- Rathbun, G. B.; Kingdon, J. (2006): The Ethymology of "SENGIS", *Afrotherian Conservation (vol. 4)*, pp. 14 - 15.
- Rathbun, G. B.; Rathbun, C. D. (2006): Social structure of the bushveld sengi (*Elephantulus intufi*) in Namibia and the evolution of monogamy in the Macroscelidea, *Journal of Zoology (vol. 269), No.3*, pp. 391 - 399.
- Reinbach, W. (1952): Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasypus novemcinctus* Linné (*Tatusia novemcincta* Lesson) Teil 1, *Z. Morph. Anthropol. (vol. 44)*, pp. 375 - 444.
- Remane, A. (1952): *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik*, Geest und Portig Verlag, Leipzig.
- Romeis, B. (1948): *Mikroskopische Technik*, 15. Auflage. ed., Leibniz Verlag, München.
- Rosenthal, M. A. (1975): The Management, Behaviour and Reproduction of the Short-eared Elephant Shrew *Macroscelides proboscideus* (Shaw), Thesis, Department of Biology, Northeastern Illinois University.
- Roux, G. H. (1947): The Cranial Development of Certain Ethiopian "Insectivores" and its Bearing on the Mutual Affinities of the Group, *Acta Zool. (Stockh.) (vol. 28)*, pp. 165 - 233.
- Sauer, F. E.G.; Sauer, E. M. (1971): Die kurzohrige Elefantenspitzmaus in der Namib, *NAMIB MEER (vol. 2)*, pp. 5 - 43.
- Sauer, F. (1973): Zum Sozialverhalten der kurzohrigen Elefantenspitzmaus, *Macroscelides proboscideus*, *Z. SAEUGETIERKD (vol. 38)*, pp. 65 - 97.
- Schevill, W. E.; Watkins, W. A. (1965): Underwater Calls of *Trichechus* (Manatee), *Nature (vol. 205), No. 4969*, pp. 373-374.
- Schliemann, H. (1987): The Solum Nasi of the Mammalian Chondrocranium with special Reference to the Carnivora, Kuhn, H.-J., Zeller, U. (eds.), *Morphogenesis of the Mammalian Skull* pp. 91 - 104, Verlag Paul Parey, Hamburg: *Mammalia Depicta*.
- Schlitter, D. A. (2005): Order Macroscelidea, Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (eds.), *Mammal Species of the world - a Taxonomic and Geographic Reference*, 3. ed., pp. 82 - 84, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Schmitz, Erika (1994): Besonderheiten im anatomischen Umfeld des Jacobsonschen Organs des Rüsselhündchens (*Rhynchocyon spec.*, Macroscelidea, Mammalia), Hausarbeit, Fachbereich 19 Biologie/Chemie, Gesamthochschule Universität Kassel.
- Schunke, A. C.; Zeller, U. (2010): Chondrocranium and dental bones of the lowland streaked tenrec *Hemicentetes semispinosus* (Afrosoricida, Tenrecidae) and their com-

- parison with Potamogale and other insectivoran-grade placental mammals, *Vertebrate Zoology* (vol. 60), No. 1, pp. 37 - 72.
- Seiffert, E. R. (2002): The Reality of Afrotherian Monophyly, and some of its Implications for the Evolution and Conservation of Afro-Arabia's Endemic Placental Mammals, *Afrotherian Conservation* (vol. 1), pp. 3 - 6.
- Seiffert, E. R. (2007): A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological and fossil evidence, *BMC Evolutionary Biology* (vol. 7), No. 224, pp: 1471 - 1486.
- Shoshani, J. (1986): Mammalian Phylogeny: Comparison of Morphological and Molecular Results, *Mol. Biol. Evol.* (vol. 3), No. 3, pp. 222 - 242.
- Shoshani, J.; McKenna, M. C. (1998): Higher Taxonomic Relationships among Extant Mammals based on Morphology, with selected Comparisons of Results from Molecular Data, *Mol. Phylogenet. Evol.* (vol. 9), pp. 572 - 584.
- Simons, E. L.; Holroyd, P. A.; Bown, T. M. (1991): Early Tertiary Elephant-Shrews from Egypt and the Origin of the Macroscelidea, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (vol. 88), pp. 9734 - 9737.
- Smith, A. (1829): Contributions to the Natural History of South Africa (vol. 4), pp. 433 - 444.
- Smith, A. (1849): Illustrations of the Zoology of South Africa, Smith, Elder and Co. 65, Cornhill, London.
- Spatz, W. B. (1963): Zur Entwicklung des Nasenskeletts bei Säugetieren, *Naturwissenschaften* (vol. 50), p. 454.
- Springer, M. S.; Cleven, G. C.; Madsen, O.; de Jong, W. W.; Waddell, V. G.; Amrine, H. M.; Stanhope, M. J. (1997): Endemic African Mammals Shake the Phylogenetic Tree, *Nature* (vol. 388), pp. 61 - 64.
- Springer, M. S.; Murphy, W. J.; Eizirik, E.; O'Brien, S. J. (2003): Placental Mammal Diversification and the Cretaceous-Tertiary Boundary, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* (vol. 100), No. 3, pp. 1056 - 1061.
- Stanhope, M. J.; Madsen, O.; Waddell, V. G.; Cleven, G. C.; de Jong, W. W.; Springer, M. S. (1998): Highly Congruent Molecular Support for a Diverse Superordinal Clade of Endemic African Mammals, *Mol. Phylogenet. Evol.* (vol. 9), No. 3, pp. 501 - 508.
- Stanhope, M. J.; Waddell, V. G.; Madsen, O.; de Jong, W.; Hedges, S. B.; Cleven, G. C.; KAO, D.; Springer, M. S. (1998): Molecular Evidence for Multiple Origins of Insectivora and for a new Order of Endemic African Insectivore Mammals, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (vol. 95), pp. 9967 - 9972.
- Starck, D. (1975): Embryologie, 3. Ausgabe. ed., Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Starck, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage, Band 2: Das Skelettsystem, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Starck, D. (1995): Lehrbuch der speziellen Zoologie (vol. 5/1), Stark, D., Ed, Wirbeltiere, Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York.
- Stöbel, A. (2007): Die Morphologie der Regio ethmoidalis von *Orycteropus afer* (Mammalia, Tubulidentata) und eine phylogenetisch-systematische Studie der Ethmoidalregion der Euhtheria, Diplomarbeit, Biologisch-pharmazeutische Fakultät, Friedrich-Schiller-Universität, Jena.

- Szalay, F. S.; McKenna, M. C. (1971): Beginning of the age of Mammals in Asia: the Late Paleocene, Gashato fauna, Mongolia, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (*vol. 144*), pp. 269 - 318.
- Szdzuy, K.; Zeller, U. (2008): Lung and metabolic development in mammals: contribution to the reconstruction of the marsupial and eutherian morphotype, Mol. and Developmental Evolution, accepted.
- Thewissen, J. G. M. (1985): Cephalic Evidence for the affinities of Tubulidentata, Mammalia (*vol. 49*), pp. 257 - 284.
- Thomas, O.; Schwann H. (1906): The Rudd exploration of South Africa, Abst. Proc. Zool. Soc. London (*vol. 1906*), No. 33, p. 10.
- Tolliver, D. K.; Robbins, L. W.; Rautenbach, I.L.; Schlitter, D. A.; Coetzee, C.G. (1989): Biochemical Systematics of elephant shrews from southern africa, Biochem Soc Ecol (*vol. 17*), No. 4, pp. 345 - 355.
- Tripp, H. R. H. (1971): Reproduction in Elephant-Shrews (Macroscelididae) with Special Reference to Ovulation and Implantation, J. Reprod. Fert. (*vol. 26*), pp. 149 - 159.
- Unger, R. (1999): Verhalten, Aktivität und Ernährung von Kurz-Rüsselspringern, Macroscelides probiscideus, Smith 1829 (Macroscelididae) im Tiergarten Schönbrunn, Diplomarbeit, Univerität Wien.
- van de Horst, C. J. (1946): Some Remarks on the Biology of Reproduction in the Female of Elephantulus, the Holy Animal of Set, Trans. R. Soc. S. Afr. (*vol. 31*), No. 2, pp. 181 - 199.
- van der Klaauw, C. J. (1929): On the Development of the Tympanic Region of the Skull in the Macroscelididae, Proc. Zool. Soc. London, pp. 491 - 560.
- van der Klaauw, C. J. (1931): The Auditory Bulla in Some Fossil Mammals, with a General Introduction to this Region of the Skull, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (*vol. 62*), pp. 1 - 352.
- van Dijk, M. A. M.; Madsen, O.; Catzeflis, F.; Stanhope, M. J.; de Jong, W. W.; Pagel, M. (2001): Protein Sequence Signatures Support the African Clade of Mammals, Proc. Natl. Acad. Sci. USA (*vol. 98*), No. 1, pp. 188 - 193.
- van Kampen, P. N. (1905): Die Tympanalgegend des Säugetierschädels, Gegenbaurs Morphol. Jahrb. (*vol. 34*), No. 3 - 4, pp. 321 - 722.
- Voit, M. (1909): Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen, Anat. Hefte (*vol. 38*), pp. 425 - 616.
- Weber, M. (1928): Die Säugetiere Band II, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Wenhold, B. A.; Robinson, T. J. (1987): Comparative karyoogy of three species of Elephant-Shrew (Insectivora: Macroscelidea), Z. Säugetierkunde (*vol. 52*), pp. 1 - 9.
- Westheide, W.; Rieger, R. (2004): Spezielle Zoologie Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere, Spektrum Akademischer Verlag, München.
- Whidden, H. P. (2002): Extrinsic Snout Musculature in Afrotheria and Lipotyphla, Journal of Mammalian Evolution (*vol. 9*), No. 1/2, pp. 161 - 184.
- Winge, H. (1877-78): Om Muldvarpens og Spidsmusenes Cranier og Spidsmusenes systematiske Stilling, Vidensk. Meddel. naturh. Foren., pp. 115 - 144.

- Winge, H. (1941): The Interrelationships of the Mammalian Genera, Jensen, S.; Spärck, R., Eds, C. A. reitzels Forlag, København.
- Wöhrmann-Repenning, A. (1984): Vergleichend anatomische Untersuchungen am Vomeronasalkomplex und am rostralen Gaumen verschiedener Mammalia, Gegenbauer Morph. Jahrb. (vol. 130), No. 4, pp. 501 -530.
- Wöhrmann-Repenning, A. (1987): Zur Anatomie des Vomeronasalkomplexes von *Elephantulus rozeti* (Dovernoy, 1830) (Insectivora, Mammalia), Zool. Anz., Jena (vol. 218), No. 1/2, pp. 1 - 8.
- Woodall, P. F.; Mackie, R. I. (1987): Caecal Size and function in the Rock Elephant-Shrew *Elephantulus Myurus* (Insectivora, Macroscelididae) and the Namaqua Rock Mouse *Aethomys namaquensis* (Rodentia, Musidae). Comp. biochem. Physiol.(vol. 87A), pp. 311 - 314.
- Wortman, J. L. (1920): On some hitherto Unrecognized Reptilian Characters in the Skull of the Insectivora, Proc. Nat. Acad. Sci. USA (vol. 52), pp. 1 - 52.
- Zeller, U. (1983): Zur Ontogenese und Morphologie des Craniums von *Tupaia belangerii* (Tupaiaidae, Scandentia, Mammalia), PhD, Abteilung Morphologie im Zentrum Anatomie des Fachbereichs Medizin, Universität Göttingen, Göttingen.
- Zeller, U. (1987): Morphogenesis of the mammalian skull with Special Reference to *Tupaia*, Kuhn, H-J.; Zeller, Ulrich (eds.), Mammalia depicta - Beihefte zur Zeitschrift für Säugetierkunde (Heft 13) pp. 17 - 50, Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Zeller, U. (1988): The Lamina cribrosa of *Ornithorhynchus* (Monotremata, Mammalia), Anatomy and Embryology (vol. 178), No. 6, pp. 513-519.
- Zeller, U. (1989): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Ornithorhynchus anatinus* (Mammalia: Prototheria: Monotremata), Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. (vol. 545), pp. 1 - 188.
- Zeller, U. (1999): Phylogeny and systematic relations of the Monotremata: why we need an integrative approach, Cour. Forsch. Inst. Senckenberg (vol. 215), pp. 227 - 232.
- Zittel, K. A. (1893): Handbuch der Palaeontologie (IV. Band Vertebrata (Mammalia)), Oldenbourg, München, Leipzig.

Anhang

In diesem Abschnitt werden die Abbildungen und Rekonstruktionen dargestellt. Bei allen Beschriftungen der Schnittserien-Abbildungen wurde als Bezug nur die rechte Seite des Individuums benutzt. Die für die Abbildungen verwendeten Abkürzungen sind dem Abkürzungsverzeichnis zu entnehmen. Indizes an Abkürzungen (z.B. I₁ für den ersten Schneidezahn im Unterkiefer) charakterisieren die bezeichnete Struktur näher oder stellen den näheren Bezug zu der übergeordneten Struktur her. Zum Beispiel steht „ppm (pmx)“ für den Processus palatinus medialis des Praemaxillare). Die Länge der Maßstäbe variiert, um eine bestmögliche Länge der Maßstabsmarke je Abbildung zu gewährleisten. Bei Angabe der Schnittnummer je Schnittserie wird immer zuerst der Objektträger (z.B. 75a), danach die Reihe (maximal drei) und die Spalte (maximal 6) der Schnitte auf dem Objektträger bezeichnet.

	Spalte 1-4					
1	○	○	○	○	○	○
2	○	○	○	○	○	○
3	○	○	○	○	○	○

Abbildungen

a)



b)

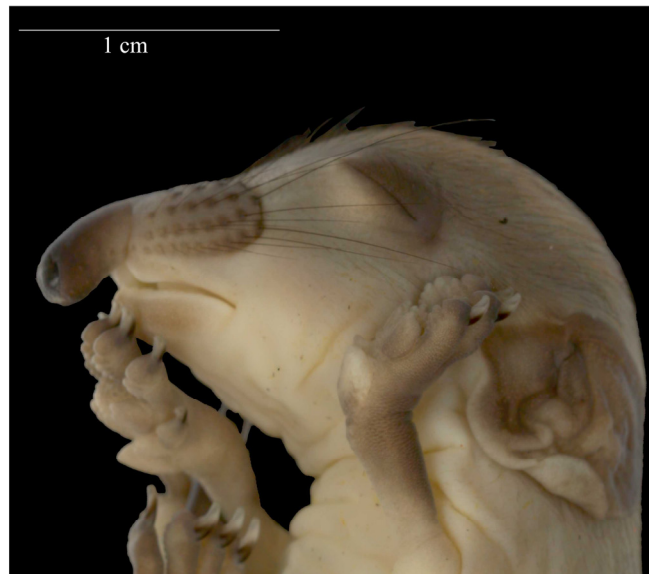


Abb. 1: *Macroscelides proboscideus* a) adultes Männchen aus der Zucht des Museum für Naturkunde b) fast geburtsreifer Embryo Nr. 2

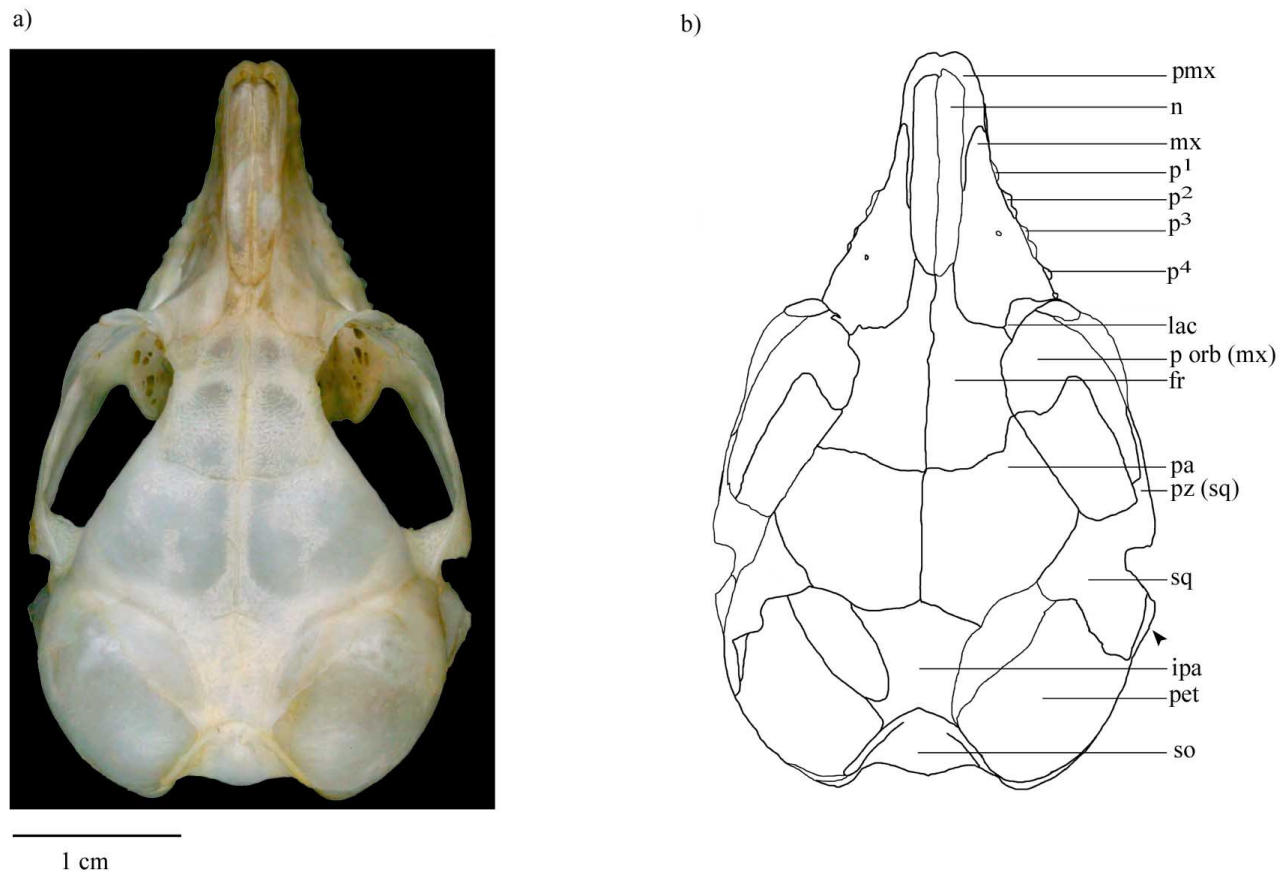


Abb. 2: *Macroscelides proboscideus* Nr. Z1, a) mazerierter Schädel, Dorsalansicht b) Begrenzungslinien und Beschriftung; Pfeil deutet auf nicht sichtbare Öffnung des Meatus acustis externus (mae)

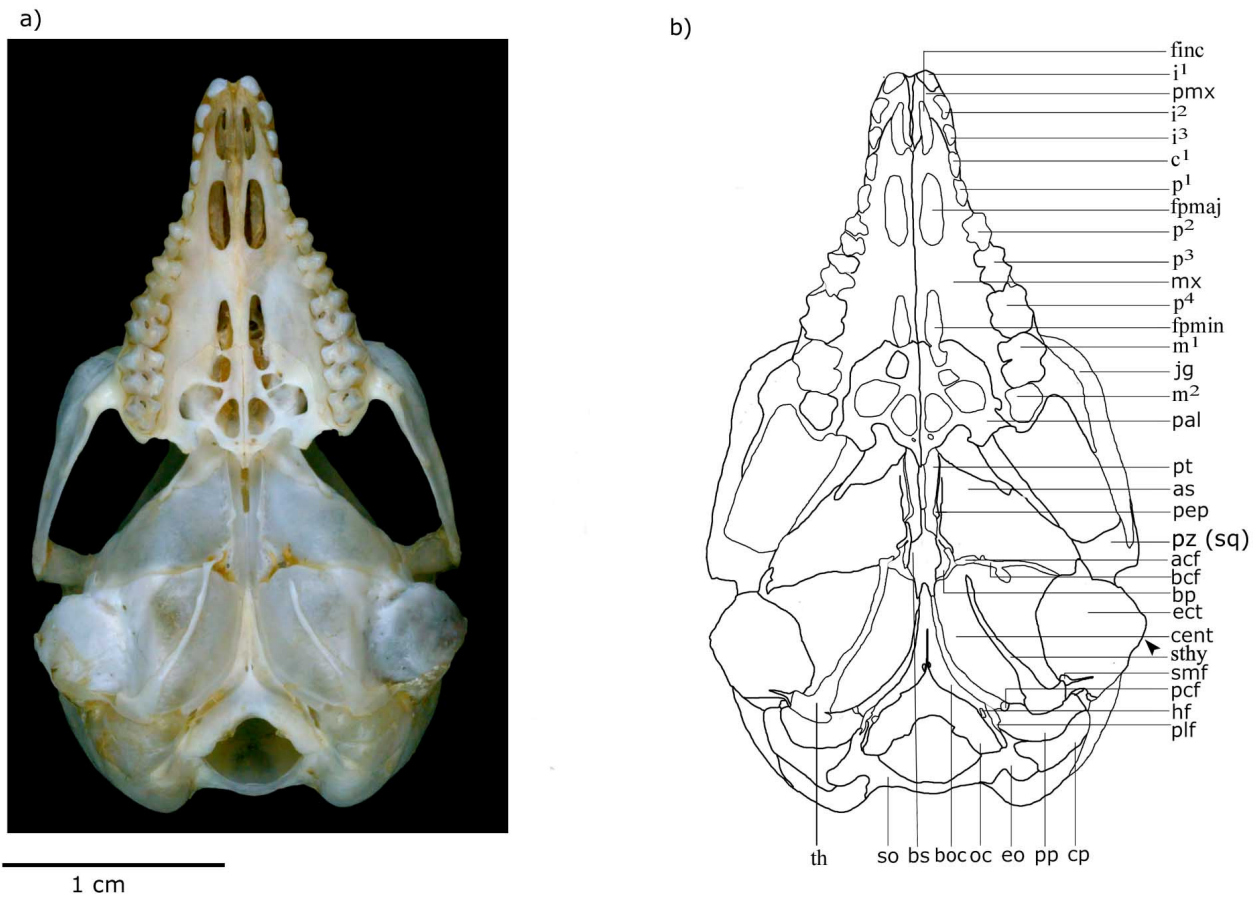


Abb. 3: *Macroscelides proboscideus* Nr. Z1 a) mazerierter Schädel, Ventralansicht b) Begrenzungslinien und Beschriftung des Schädels; Pfeil deutet auf nicht sichtbare Öffnung des Meatus acusticus externus (mae); geändert aus Ihlau et al. (2006)

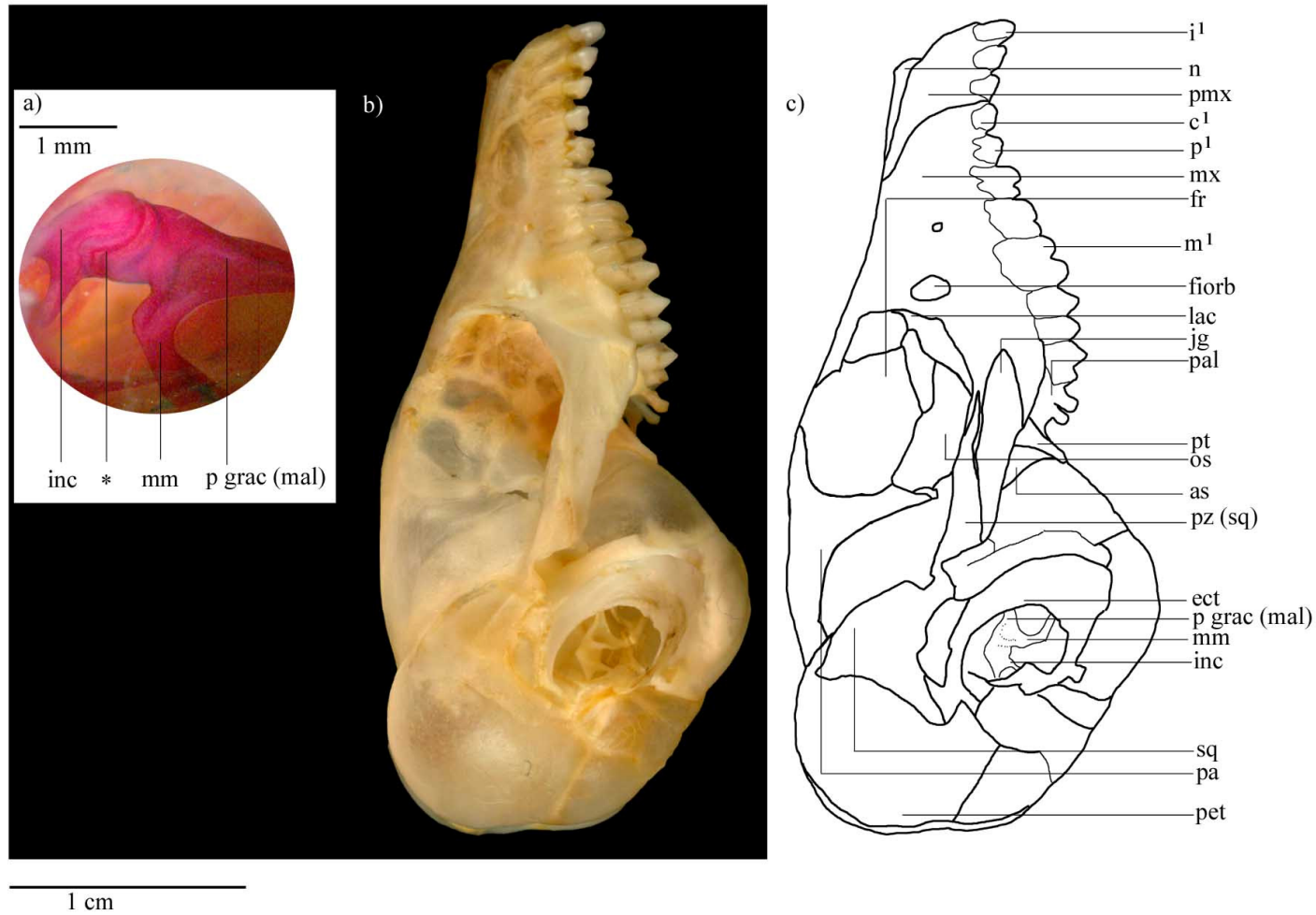


Abb. 4: *Macroselides proboscideus* a) Nr. 8, Transparentpräparat, Blick in den äußeren rechten Gehörgang, rostral = rechts, dorsal = oben; * kennzeichnet das Gewebe zwischen Incus (*inc*) und Malleus (*mal*) b) mazerierter Schädel (Nr. Z1), Lateralansicht, rechts c) Begrenzungslinien und Beschriftung

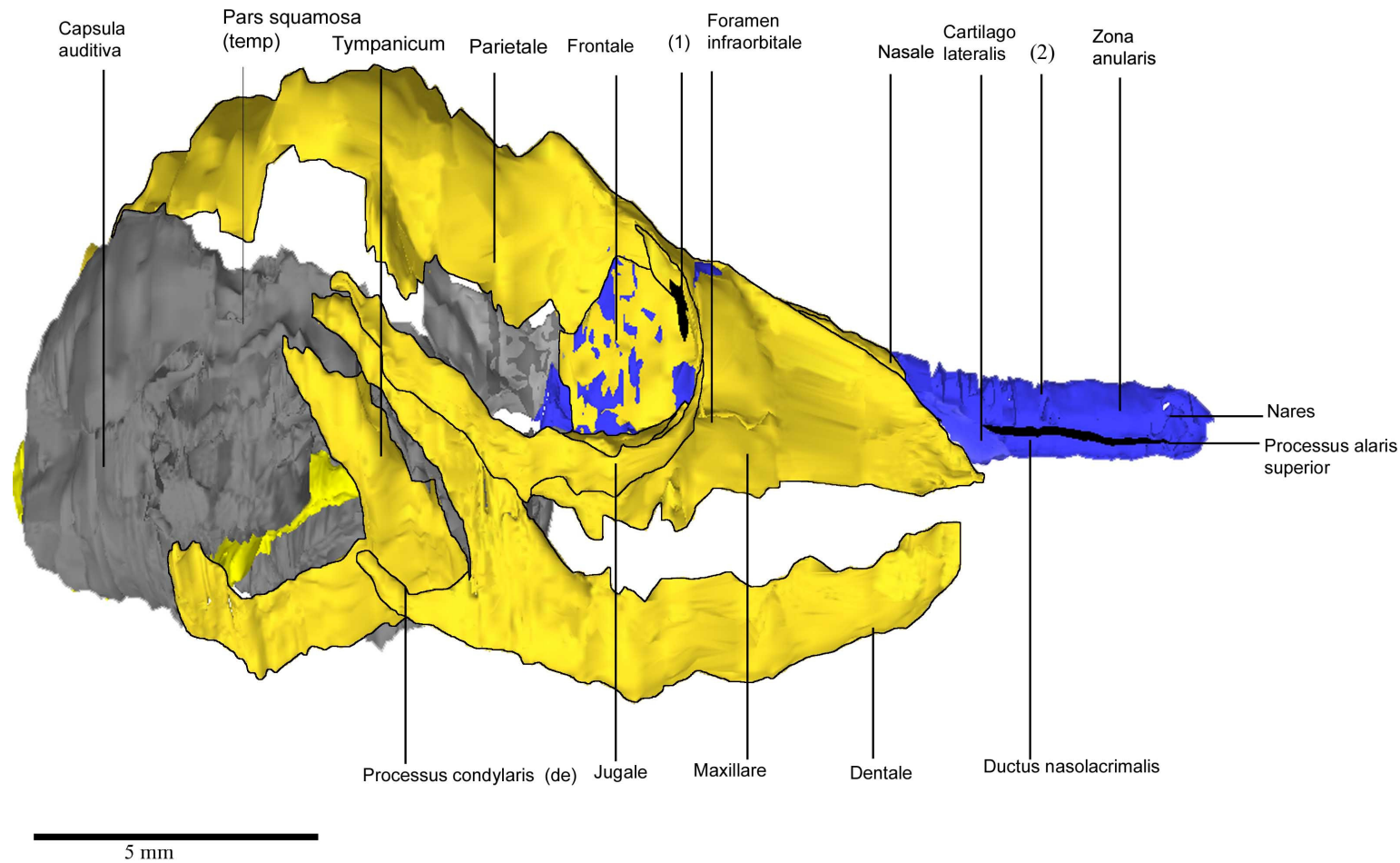


Abb. 5a: *Macroscelides proboscideus*, Nr. 3, computergestützte Rekonstruktion, laterale Ansicht, links ausgewählte Deckknochen dargestellt; gelb = Deckknochen, hellgelb = hauptsächlich unverknöcherter Deckknochen, rot = Arterien, blau = Knorpel; grau = Ersatzverknöcherung (1) Ductus nasolacimalis (2) Knorpellücken der Knickungszone

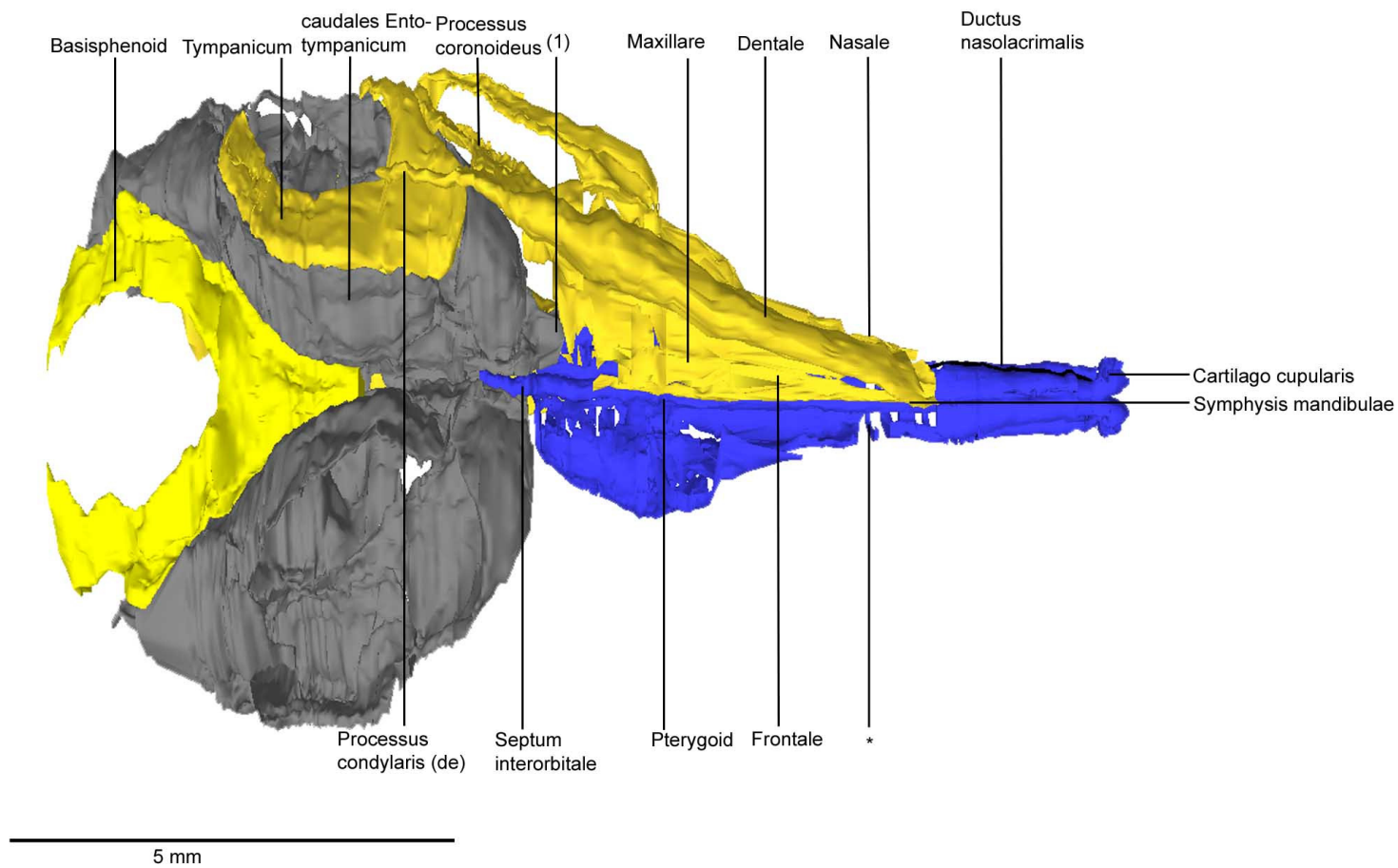


Abb. 5b: *Macroscelides proboscideus* Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion; Ansicht von ventral; links ausgewählte Deckknochen dargestellt, gelb = Deckknochen, hellgelb = hauptsächlich unverknöcherter Deckknochen, rot = Arterien, blau = Knorpel; grau = Ersatzverknöcherung; * Knorpellücken des Tectum nasi; (1) Pars petrosa des Alisphenoid

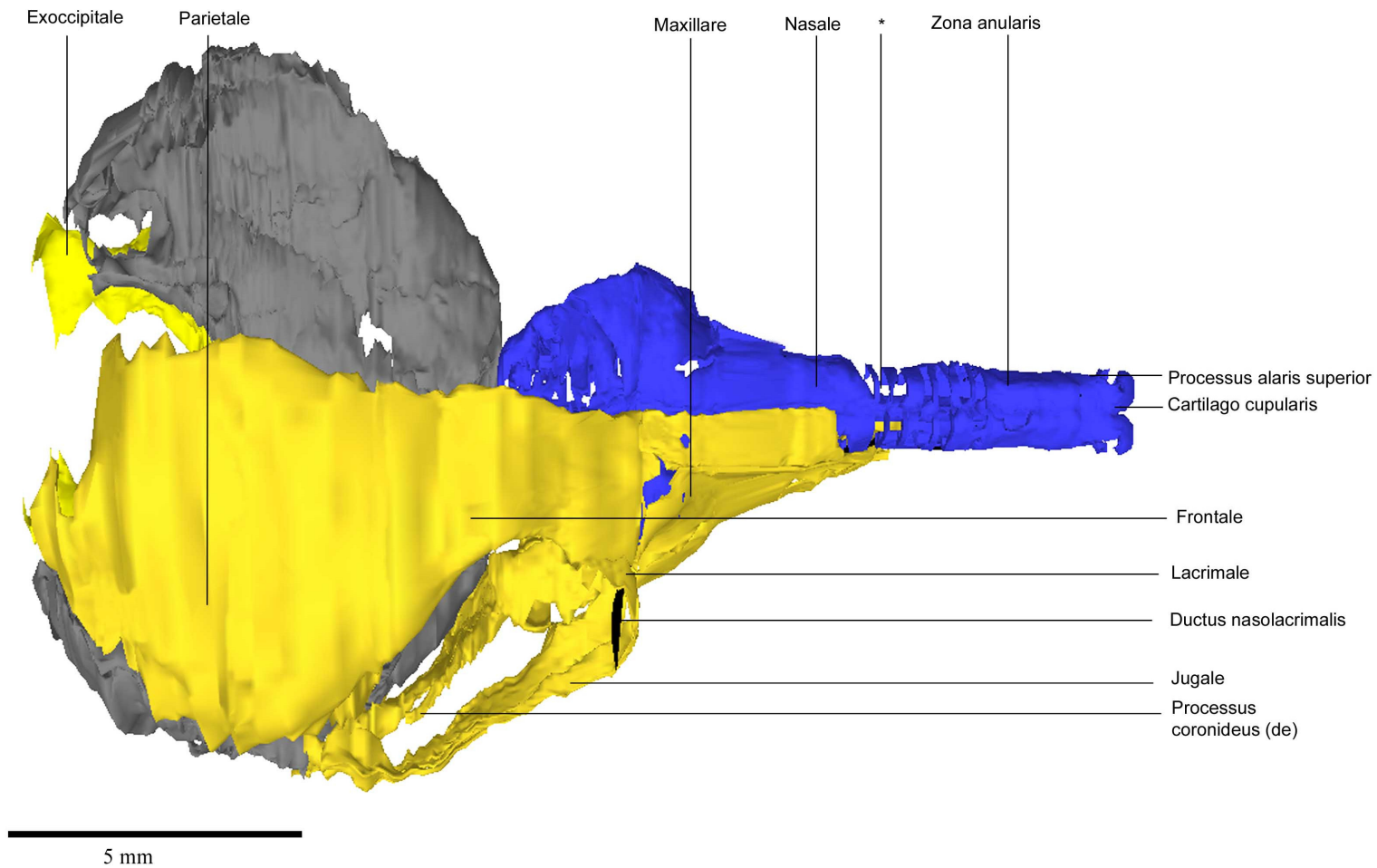


Abb. 5c: *Macroscelides proboscideus*, Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion; Sicht von dorsal; links nur Deckknochen dargestellt; * Knorpellücken des Tectum nasi; gelb = Deckknochen, schwarz = Kanäle, blau = Knorpel; grau = Nerven

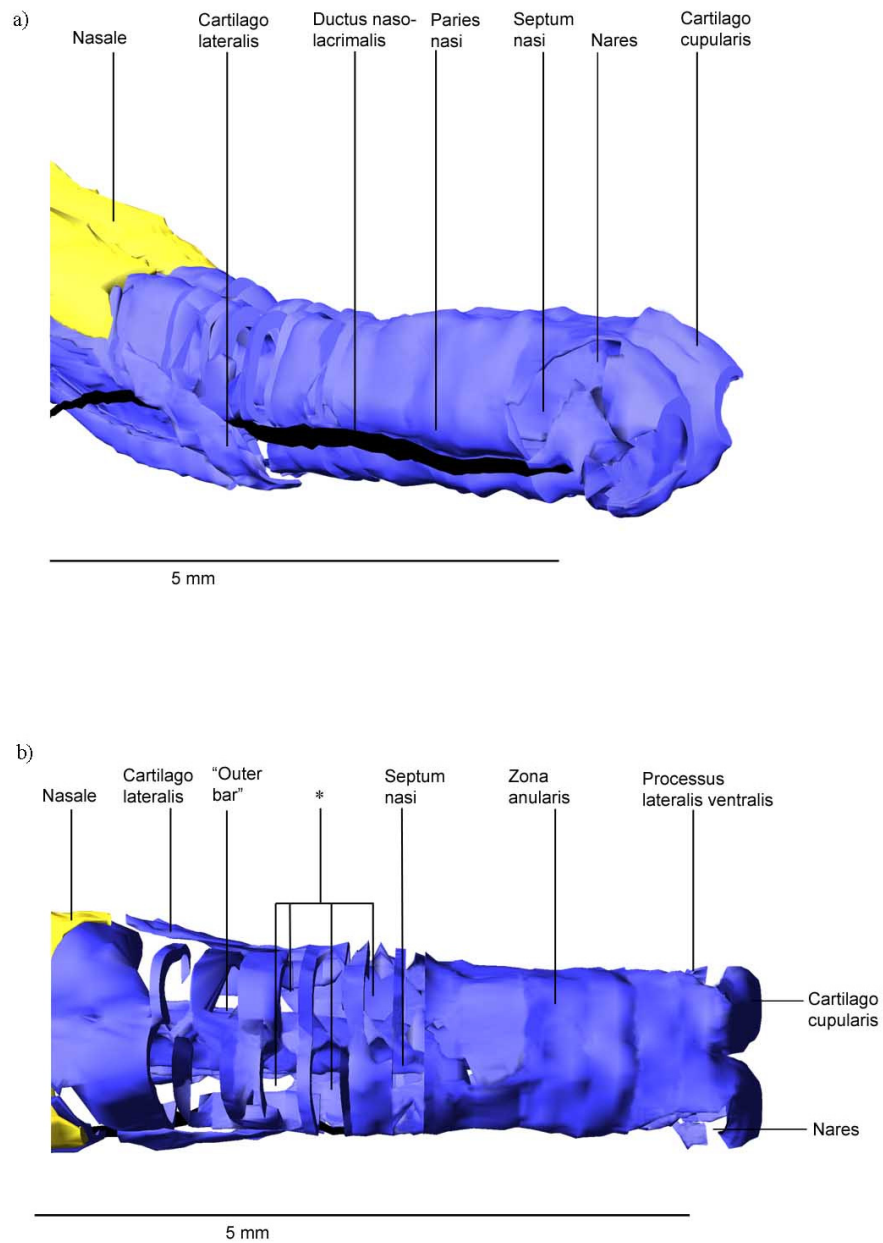


Abb. 6: *Macroselides proboscideus* Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion des Rostralorgans a) Sicht von schräg rechts b) Sicht von dorsal; *Knorpellücken in der Knickungszone; Farbkodierung: blau = Knorpel, gelb = Knochen, schwarz = Ductus nasolacrimalis

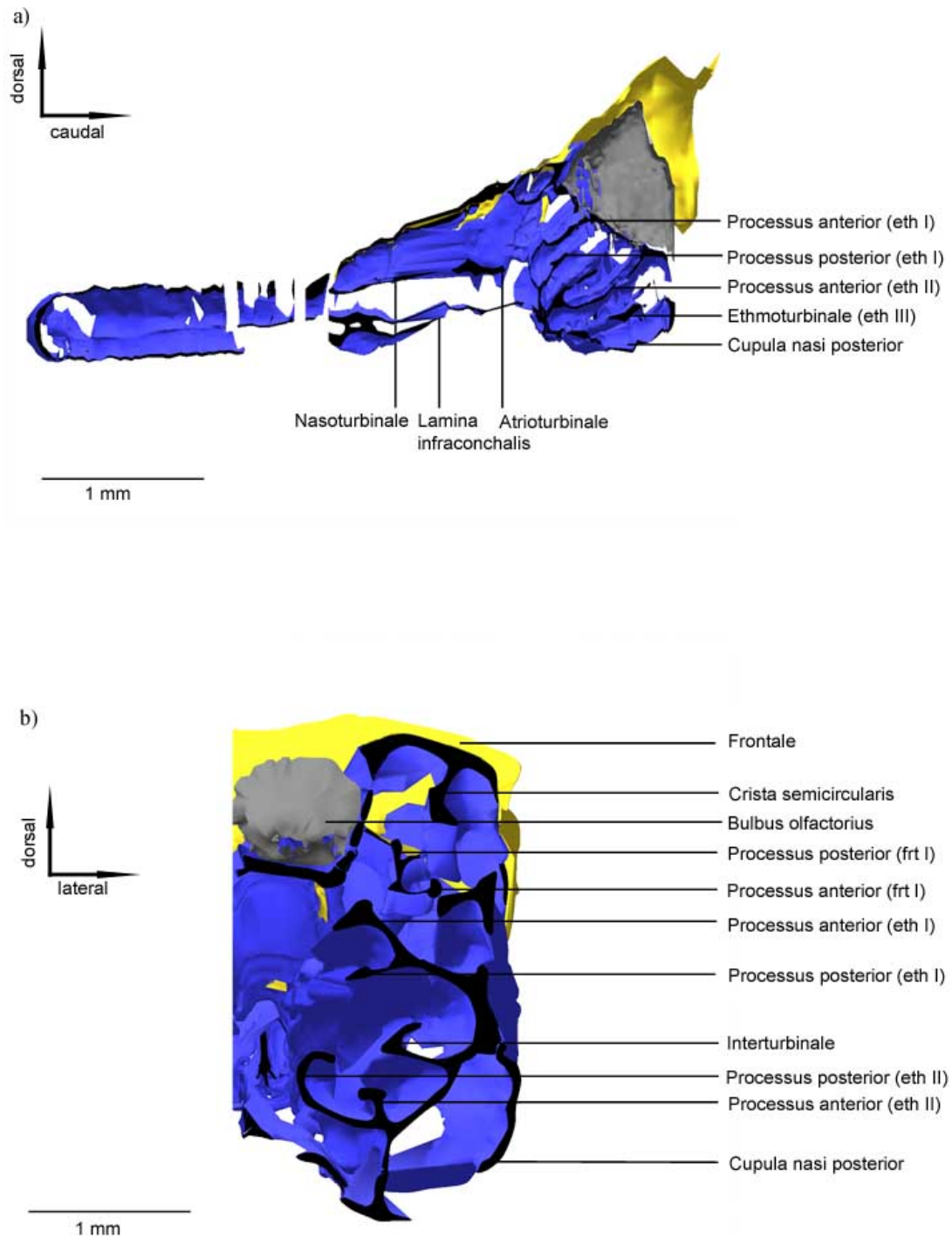


Abb. 7: *Macroscelides proboscideus* Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion, teilweise eröffneter, rechter knorpeliger Naseninnenraum, Schnittebene jeweils in Blickrichtung; a) von medial b) von caudal; schwarz = Schnittkanten; blau = Knorpel; gelb = Knochen; grau = Nerven

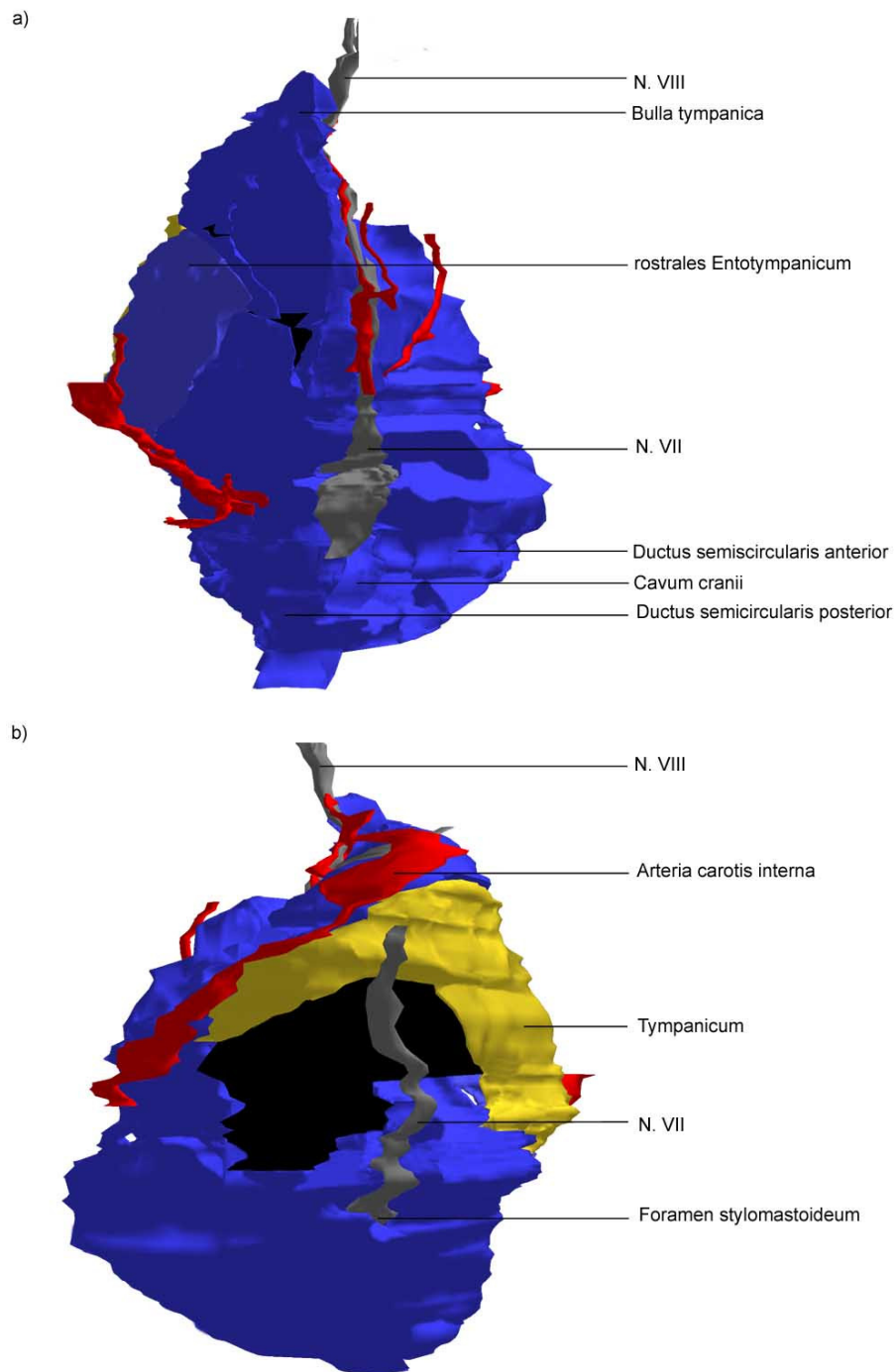


Abb. 8: *Macroscelides proboscideus* Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion der rechten Mittelohrkapsel
a) von cranial b) von dorsal Farbkodierung: Schwarz: Cavum tympani; gelb = Knochen; blau = Knorpel;
grau = Nerven; rot = Arterien

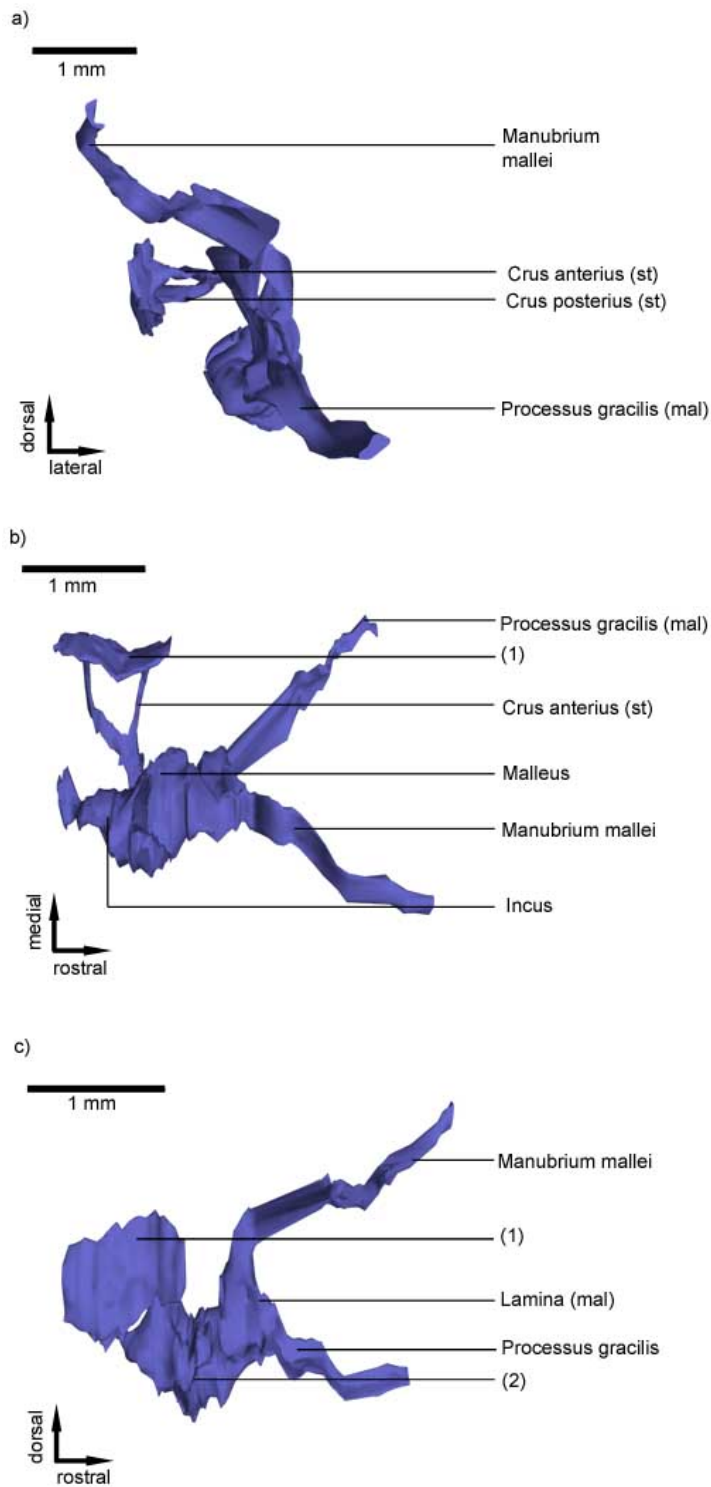


Abb. 9: *Macroscelides proboscideus* Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion der rechten Ossicula auditus a) von rostral in natürlicher Position b) von links lateral c) von medial; (1) Fußplatte des Stapes; (2) Suture zwischen Malleus und Incus

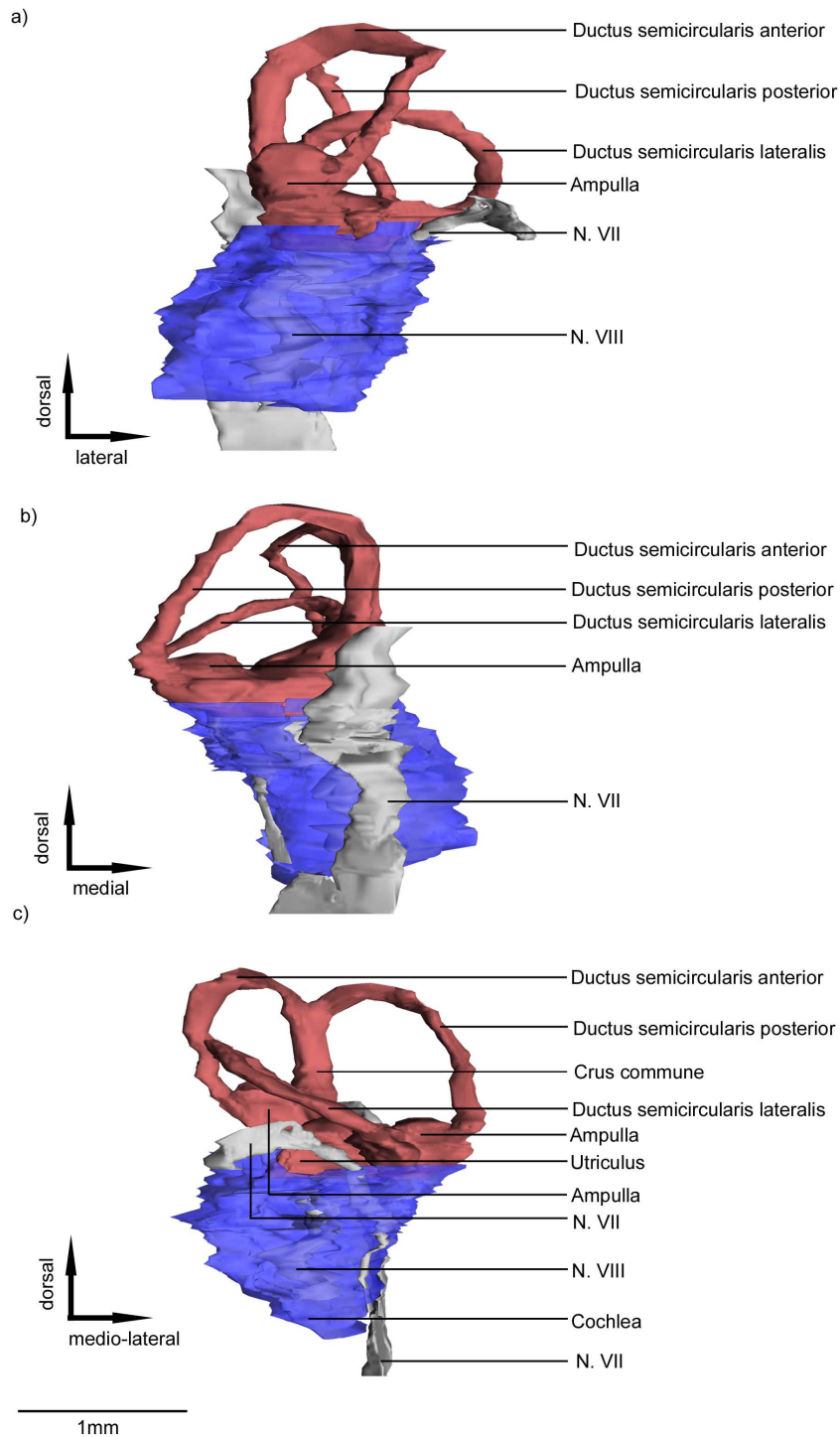


Abb. 10: *Macroscelides proboscideus* Nr. 3; computergestützte Rekonstruktion des rechten Innenohres, knöchernes Ohrkapsel 50% durchscheinend um den Nervus vestibulocochlearis (VIII) sichtbar zu machen; a) Sicht von rostral b) Sicht von caudal c) Sicht schräg von caudo-medial (90° zu Abb. b gedreht); blau = Teile der Cochlea (co); rot = Bogengänge; grau = Nerven;

0,5 mm

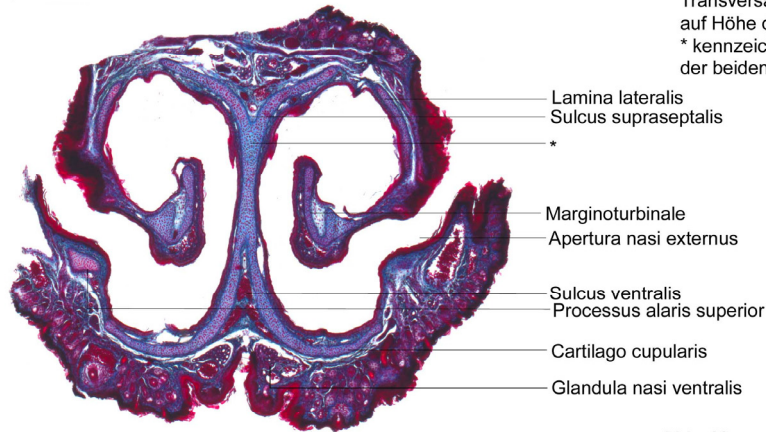


Abb. 11:
Macroselides proboscideus Nr. 3,
Transversalschnitt Nr. 3a-1-3;
auf Höhe der Nares;
* kennzeichnet die Verwachsungszone
der beiden Cartilagine cupulares

0,5 mm

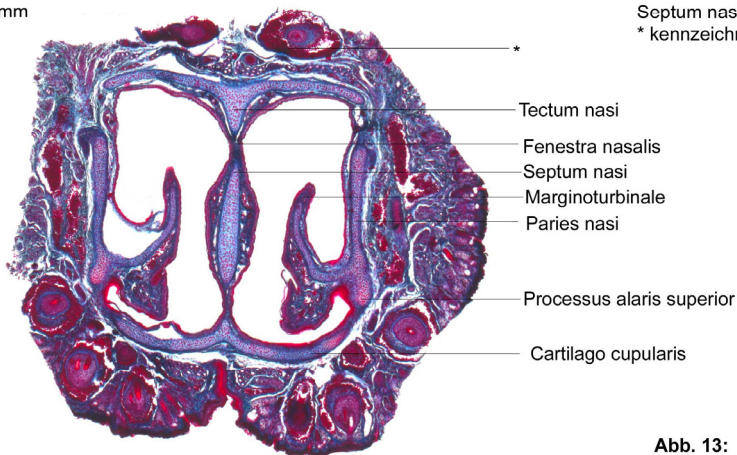


Abb. 12:
Macroselides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 4a-2-1;
auf Höhe des rostralen Endes des
Septum nasi;
* kennzeichnet einen Haarfollikel

0,5 mm

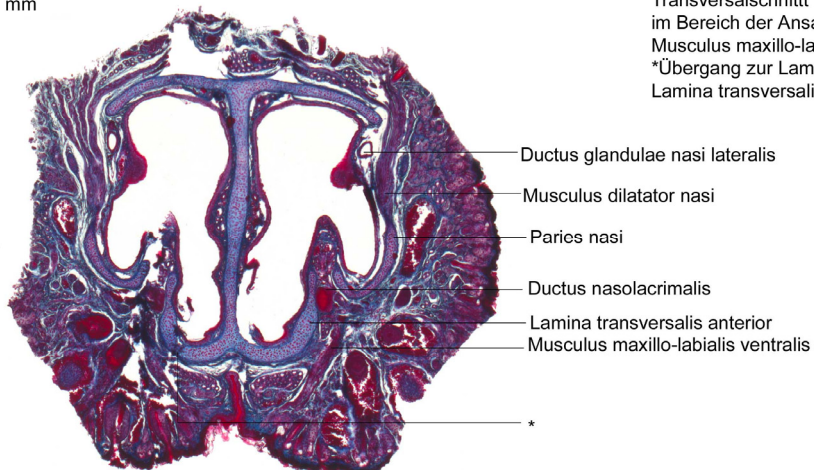


Abb. 13:
Macroselides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 5a-1-2;
im Bereich der Ansatzstelle des
Musculus maxillo-labialis dorsalis;
*Übergang zur Lamella medialis der
Lamina transversalis anterior

Abb. 14:

Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 6a-1-3;
Schleimhautfalten der Turbinalia sind
noch nicht knorpelig verstärkt

0,5mm

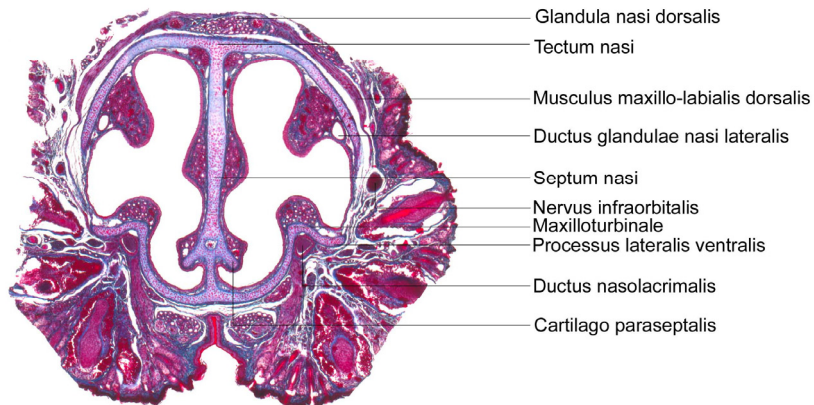
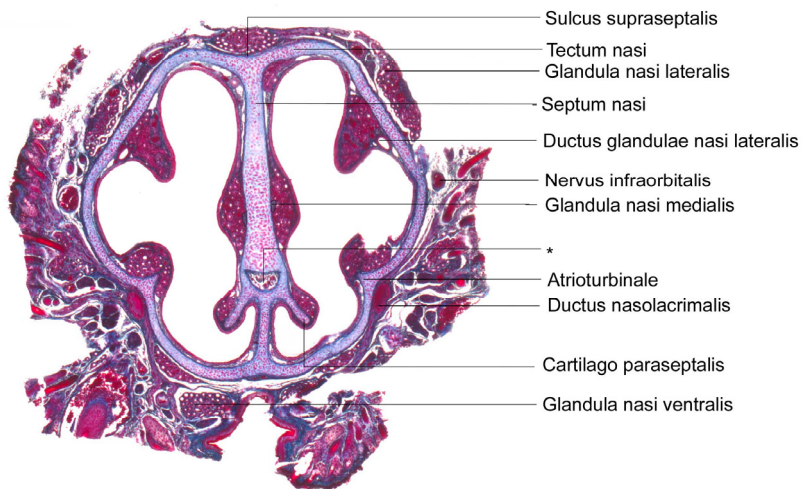


Abb. 15:

Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 7a-1-2;
geschlossener Knorpelring der Zona
anularis ist deutlich erkennbar;
*Knorpellücke zwischen ventralem Ende
des Septum nasi (sn) und
Cartilago paraseptalis (cps)

0,5 mm



0,5 mm

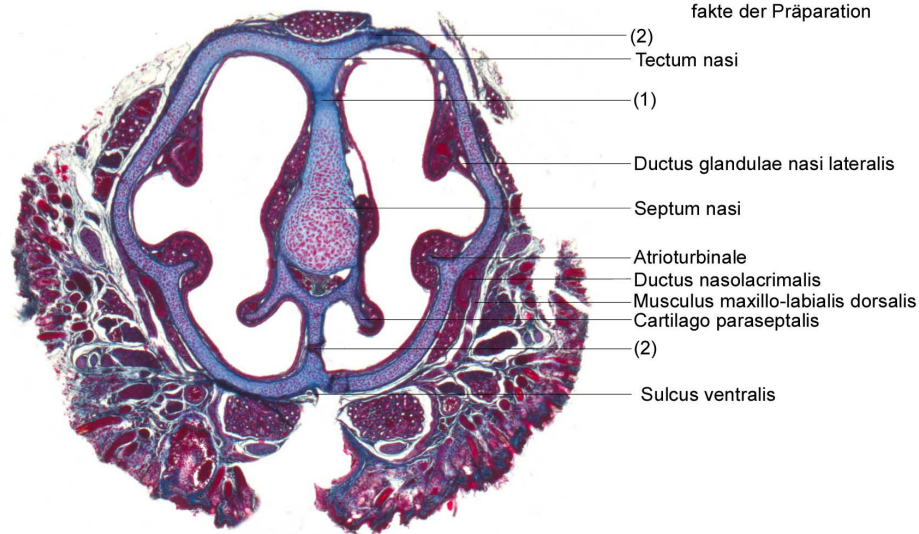


Abb. 16:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 13a-1-3;
(1) deutliche Abgrenzung des Septum
nasi (sn) zum Tectum nasi (tn) und
Solum nasi; (2) die scheinbaren Unter-
brechungen der Zona annularis sind Arte-
fakte der Präparation

(2)
Tectum nasi
(1)
Ductus glandulae nasi lateralis
Septum nasi
Atrioturbinale
Ductus nasolacimalis
Musculus maxillo-labialis dorsalis
Cartilago paraseptalis
(2)
Sulcus ventralis

0,5 mm

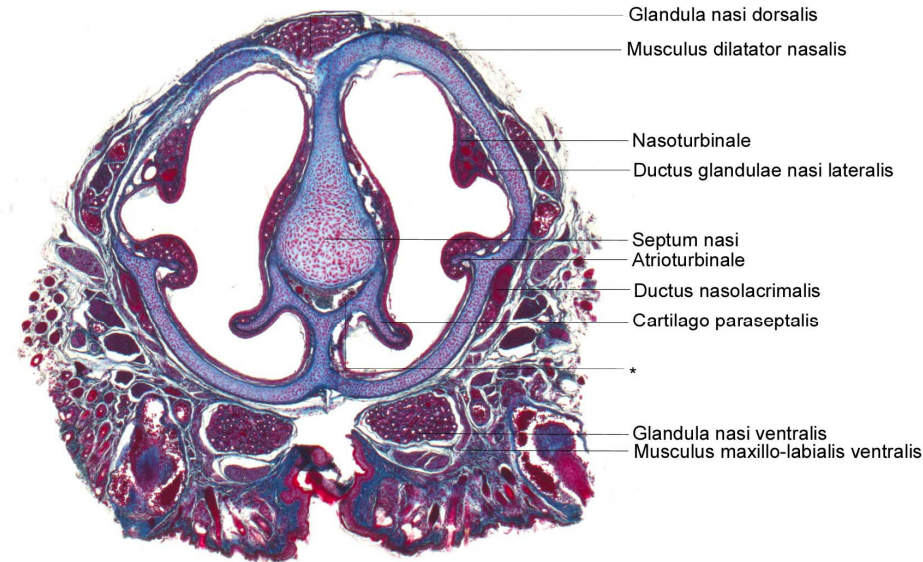


Abb. 17:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 14a-1-3;
im Bereich des rostralen Endes des
Musculus dilatator nasi (mdn);
das Nasenseptum (sn) ist keulenförmig
aufgetrieben;
* vollständige Trennung von Septum nasi
und Cartilago paraseptalis (cps)

Glandula nasi dorsalis
Musculus dilatator nasalis
Nasoturbinale
Ductus glandulae nasi lateralis
Septum nasi
Atrioturbinale
Ductus nasolacimalis
Cartilago paraseptalis
*
Glandula nasi ventralis
Musculus maxillo-labialis ventralis

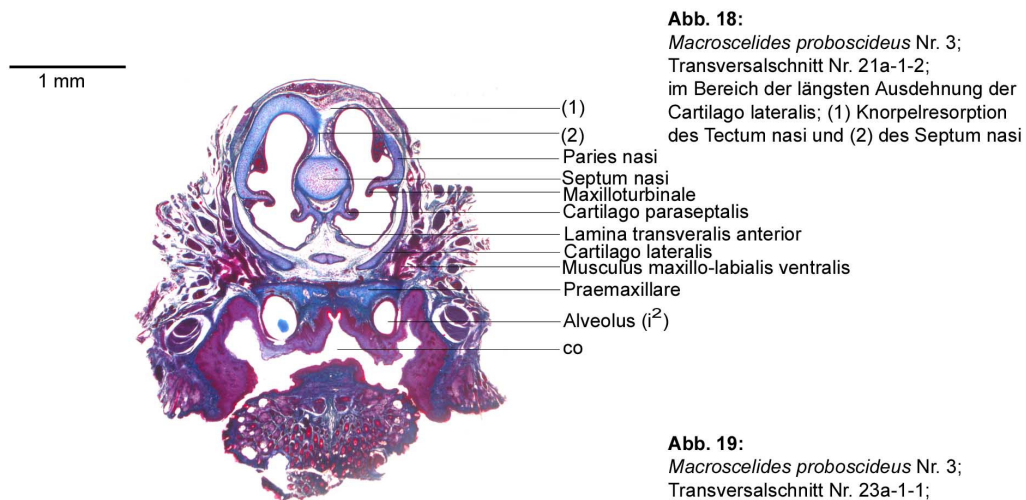


Abb. 18:

Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 21a-1-2;
im Bereich der längsten Ausdehnung der
Cartilago lateralis; (1) Knorpelresorption
des Tectum nasi und (2) des Septum nasi

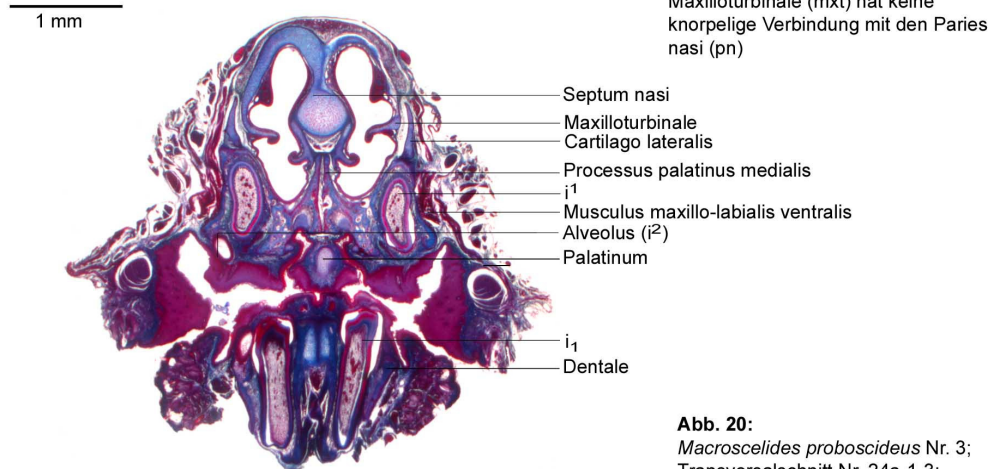


Abb. 19:

Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 23a-1-1;
Maxilloturbinale (mxt) hat keine
knorpelige Verbindung mit den Paries
nasi (pn)

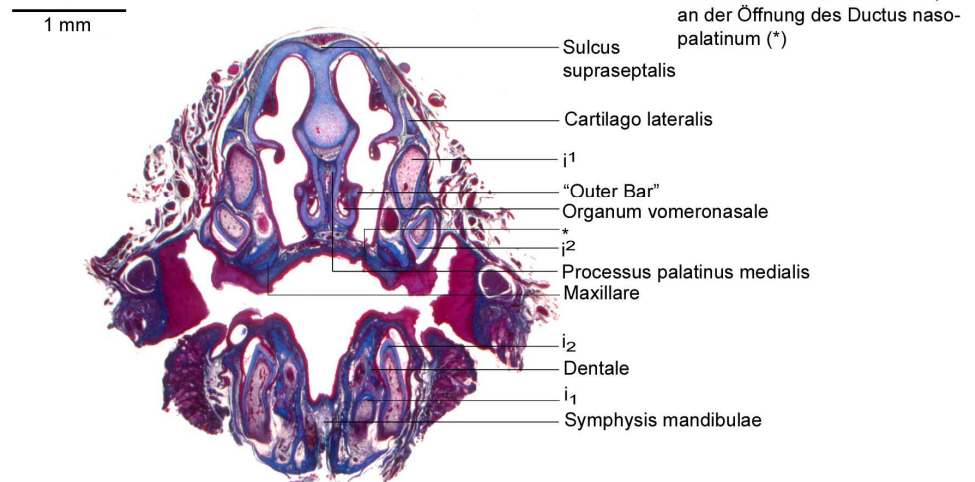
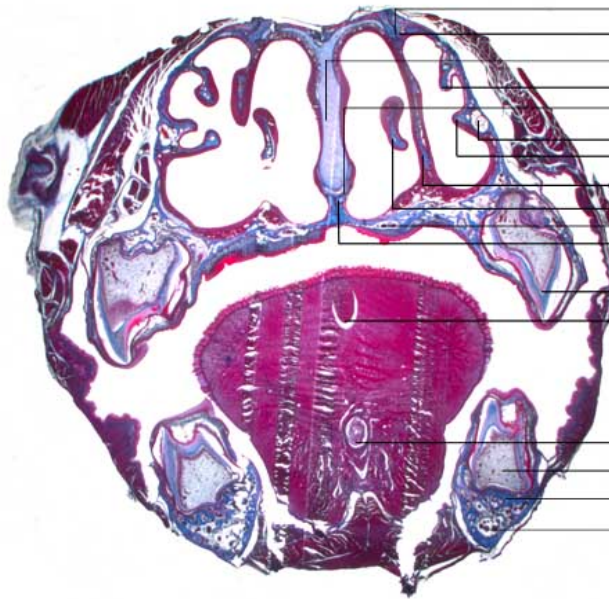


Abb. 20:

Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 24a-1-3;
an der Öffnung des Ductus naso-
palatinum (*)

1 mm



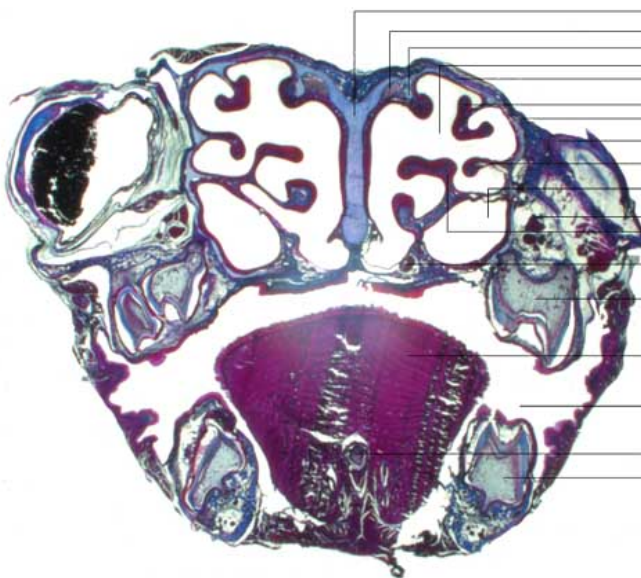
- * Maxilloturbinale
- Septum nasi
- Nasoturbinale
- Vomer
- Ductus nasolacrimalis
- Frontoturbinale I
- Crista semicircularis
- Processus anterior ethmoturbinales I
- Nervus palatinus major
- Processus palatinus medialis

p³
Septum linguae

- Lyssa
- p₃
- Dentale
- Nervus alveolaris inferior

Abb. 21:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 40a-1-2;
Lateraler Naseninnenraum
knorpelig abgetrennt; * breite Suture
zwischen Frontale und Maxillare

1 mm



- Tectum nasi
- Fila olfactoria
- Crista semicircularis
- Hiatus semilunaris
- Frontale
- Frontoturbinale I
- Maxilloturbinale
- Lacrimale
- Frontoturbinale II
- Sinus maxillaris
- Nervus infraorbitalis
- Processus anterior ethmoturbinales I

Nervus palatinus major
p⁴

- Lingua
- Cavum oris
- Lyssa
- p₄

Abb. 22:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 43a-1-4;
Rostralende des Lacrimale

5 mm

Abb. 23:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr 50a-2-3;
vollständige Abtrennung des Ductus
nasopalatinus durch die Lamina
transversalis posterior

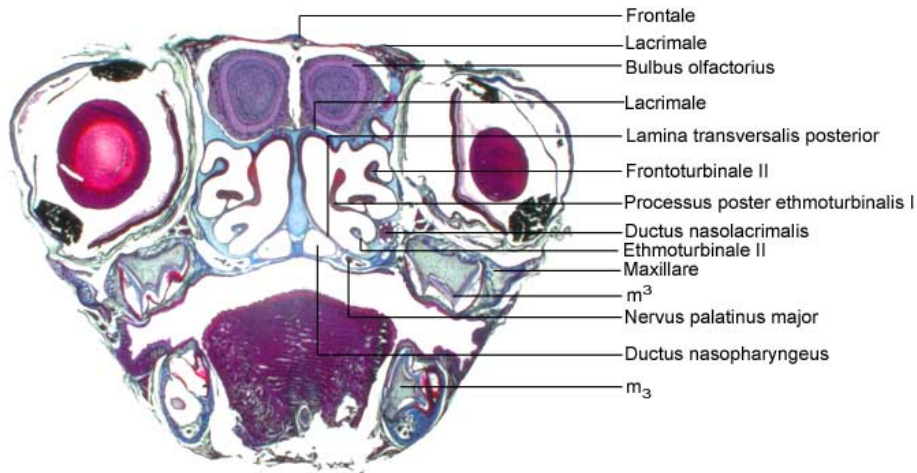
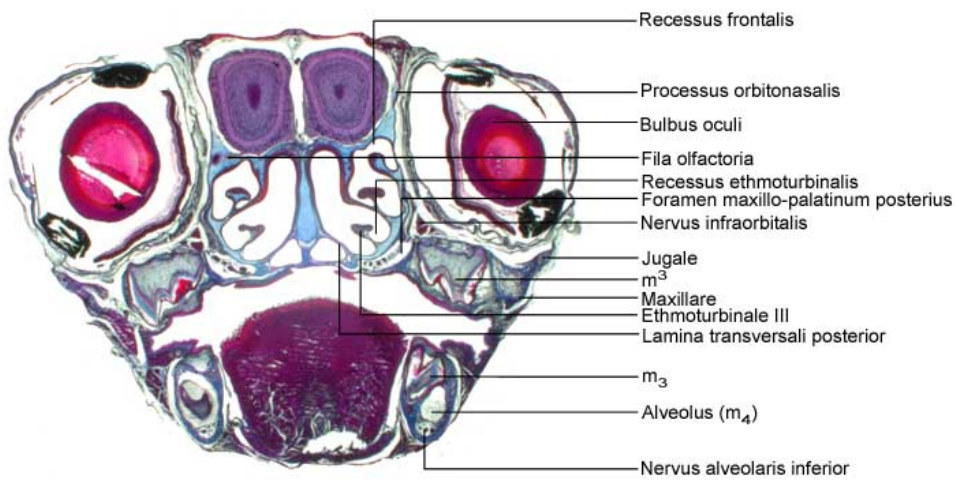


Abb. 24:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr 52a-1-2;
im Bereich des rostralen Endes des
Recessus frontalis

5 mm



5 mm

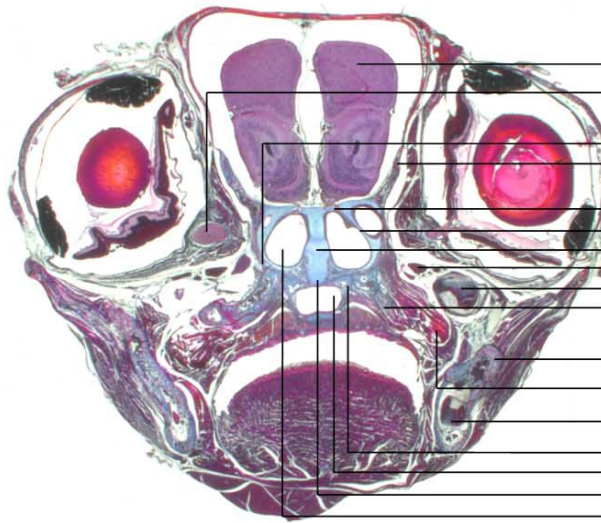


Abb. 25:

Macroselides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 59a-1-4;
im Bereich des Austritts des Nervus
opticus aus der Augenhöhle

- Telencephalon
- N. II
- Praesphenoid
- Os frontale
- Fila olfactoria
- Ethmoturbinale II
- Septum nasi
- Nervus infraorbitalis
- m²
- Pterygoid
- Os dentale
- Musculus pterygoideus lateralis
- m₂
- Palatinum
- Ductus nasopharyngeus
- Lamina trabecularis
- Cavum nasi

5 mm

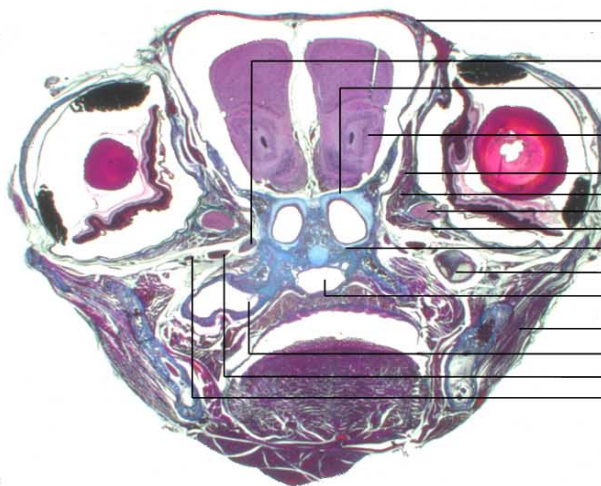


Abb. 26:

Macroselides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 61a-1-1;
auf Höhe des Endes des
Nasenseptum

- Parietale
- Nervus palatinus major
- Cupula nasi posterior
- Bulbus olfactorius
- Musculus obliquus bulbi superior
- Musculus rectus bulbi medialis
- N. II
- Musculus rectus bulbi inferior
- Lamina trabecularis
- m⁴
- Ductus nasopharyngeus
- Musculus masseter superficialis
- Pars cochlearis capsulae auditivae
- Nervus infraorbitalis
- Ramus infraorbitalis arteriae stapediae

5 mm



Abb. 27:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 73a-1-1;
auf Höhe des Foramen sphenoparietale

- Cavum epiptericum
- Arteria carotis interna
- N. II
- N. V
- Musculus temporalis
- Os dentale
- Ectotympanicum
- Musculus pterygoideus medialis
- Lingua
- Ceratohyale
- Stylohyale
- Ductus nasopharyngeus

5 mm



Abb. 28:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 79a-1-3;
am caudalen Ende des Auges

- Arteria carotis interna
- Chiasma opticum
- N. V
- Ramus infraorbitalis
- Musculus pterygoideus lateralis
- Jugale
- Prozessus zygomaticus maxillaris
- Musculus pterygoideus medialis
- Processus condyloideus dentales
- Alisphenoid
- Cartilago tubae auditivae
- Tuba auditiva
- Entotympanicum caudales
- Processus angularis dentales
- Stylohyale
- Cavum oris

Abb. 29:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
 Transversalschnitt Nr. 81a-1-1;
 letzter Schnitt vor caudalem Ende
 des Bulbus oculi (blb ocu)

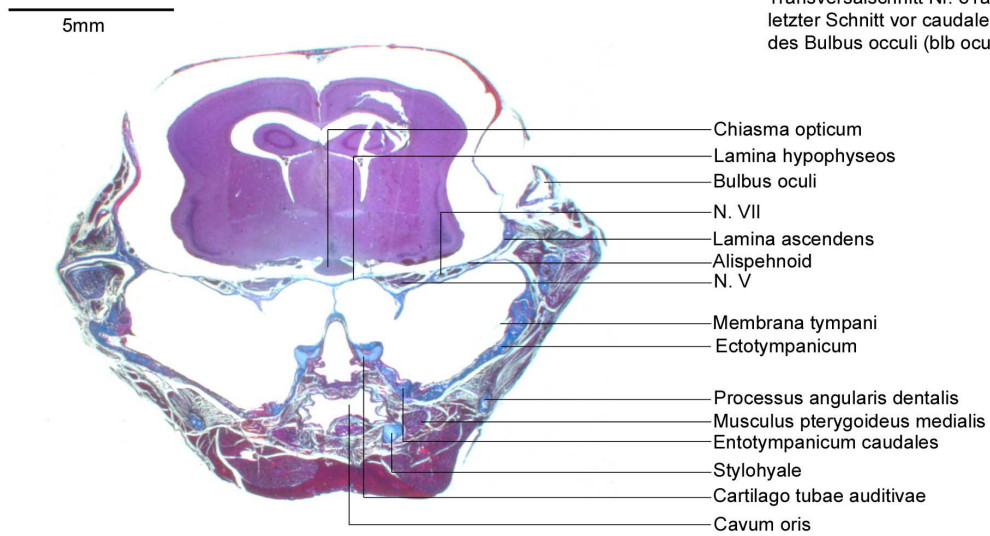
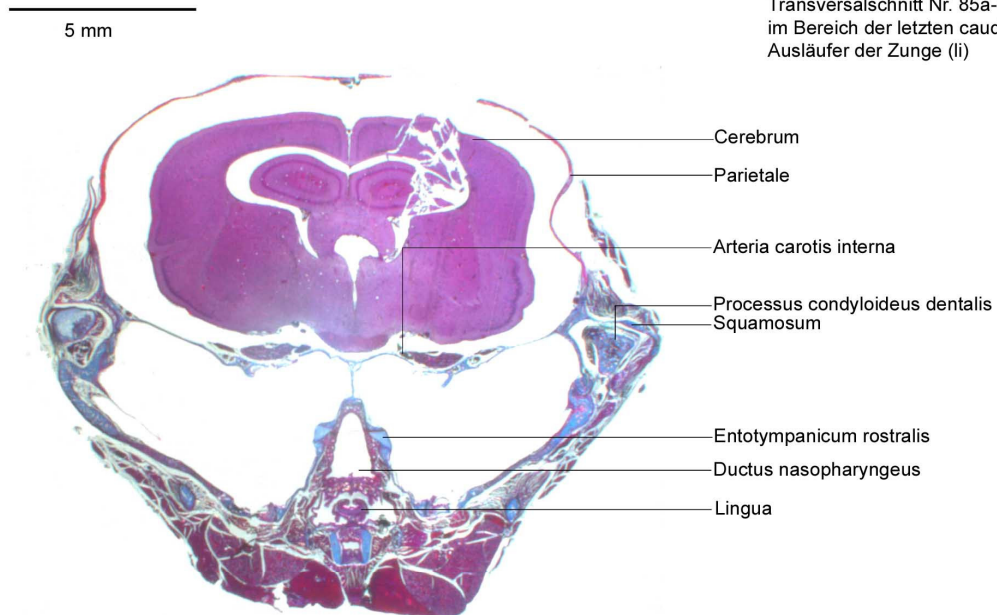


Abb. 30:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
 Transversalschnitt Nr. 85a-1-3;
 im Bereich der letzten caudalen
 Ausläufer der Zunge (li)



5 mm

Abb. 31:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 86a-1-3;
das Basisphenoid (bs) ist auf eine
dünne Lamelle reduziert

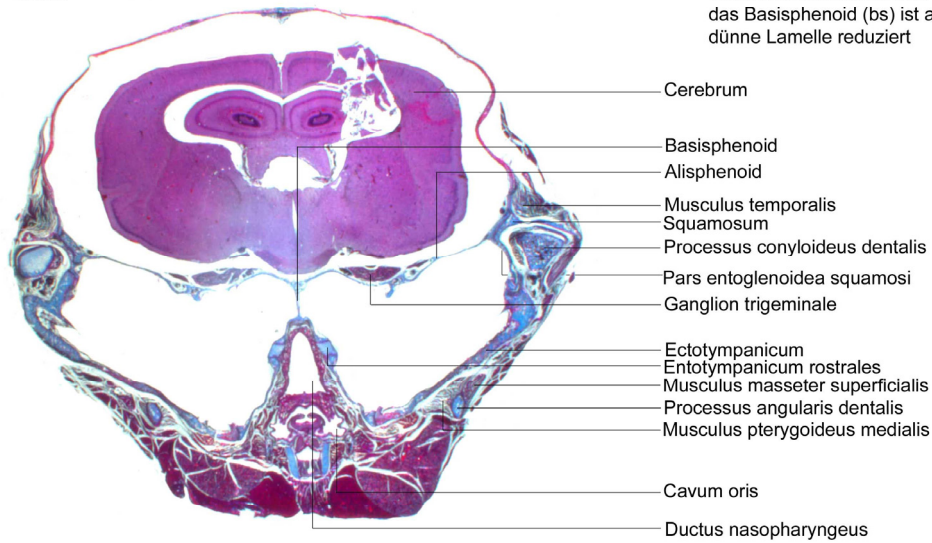
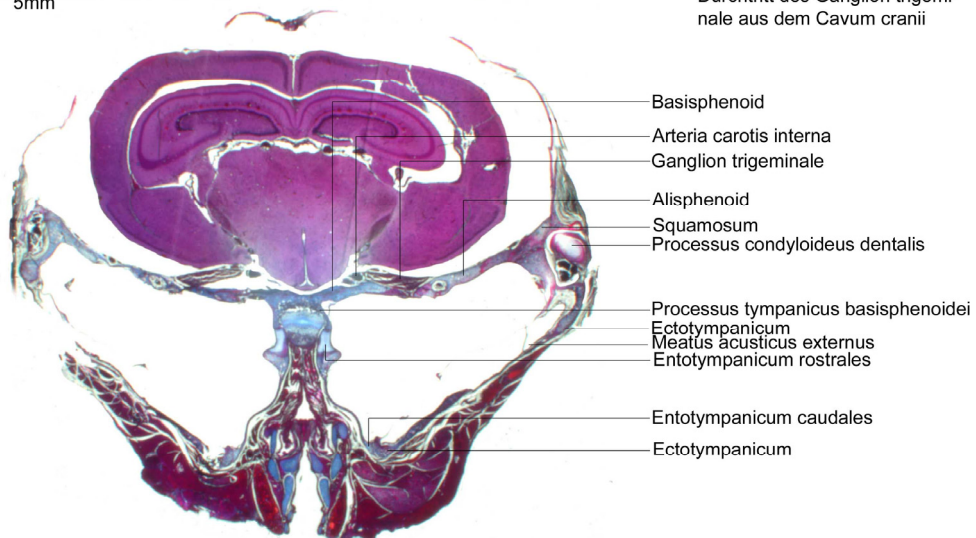


Abb. 32:
Macroscelides proboscideus Nr. 3;
Transversalschnitt Nr. 96a-1-1;
Durchtritt des Ganglion trigemi-
nale aus dem Cavum cranii

5mm



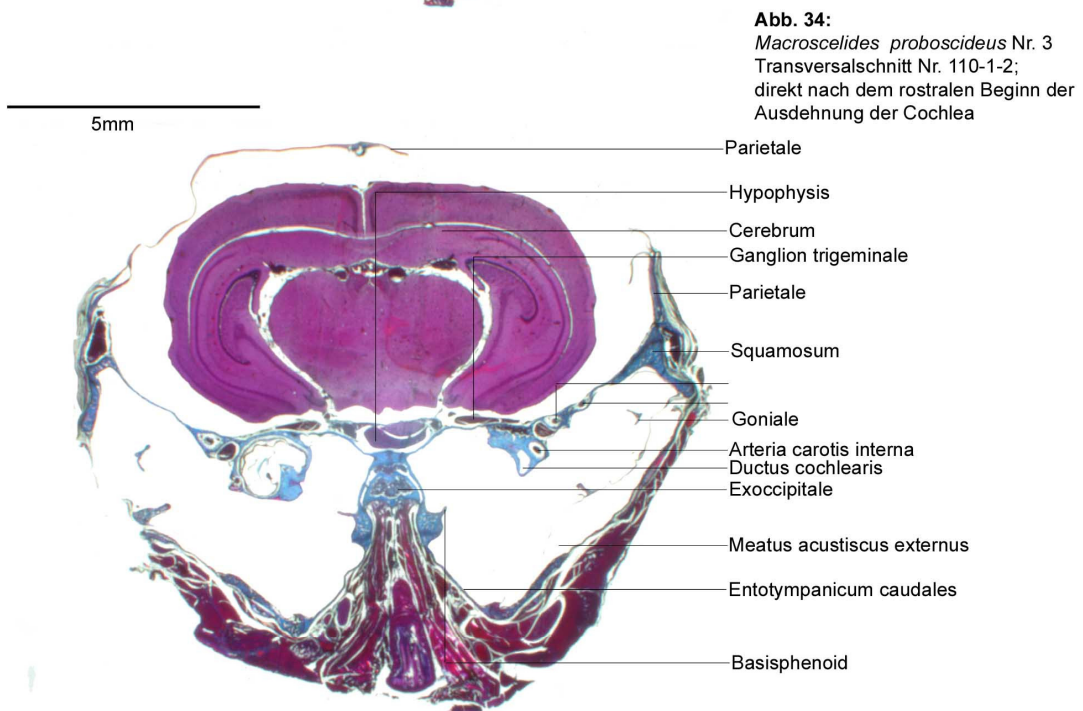
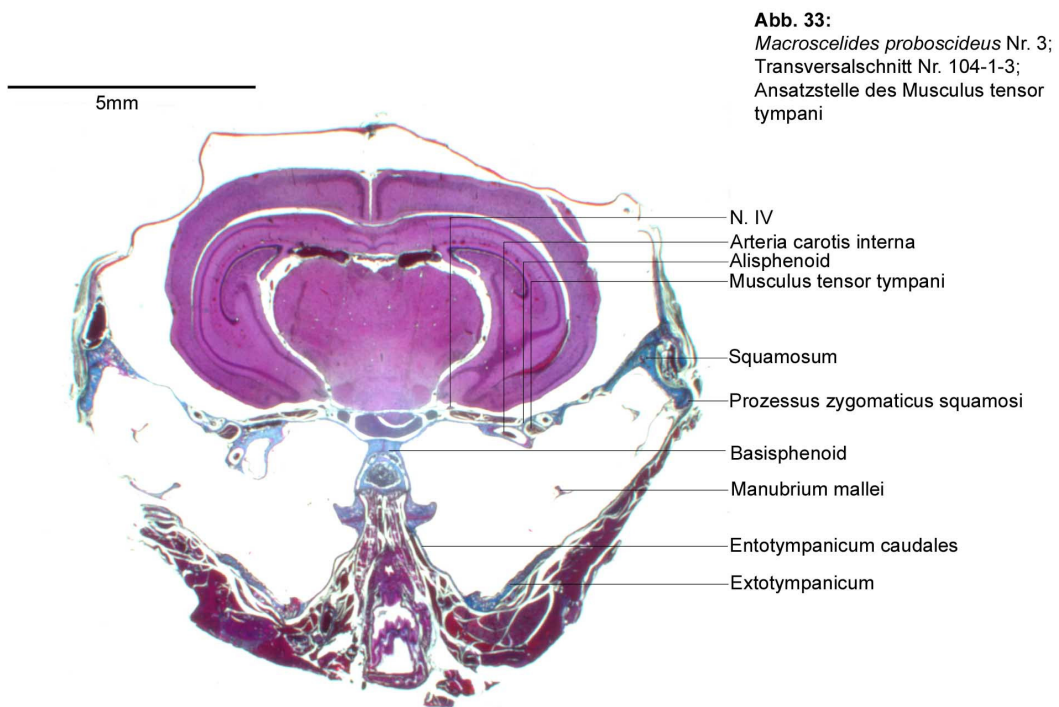
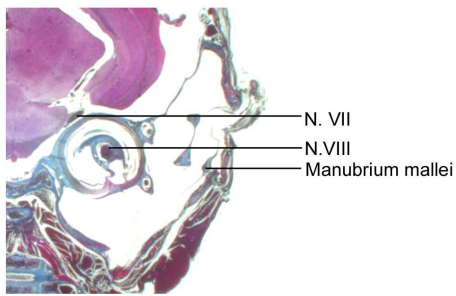
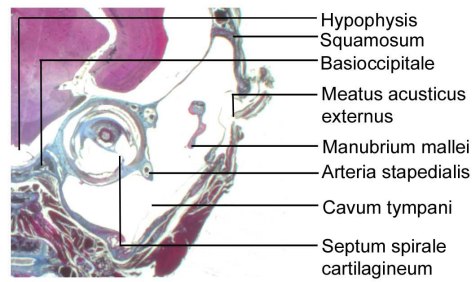


Abb. 35:

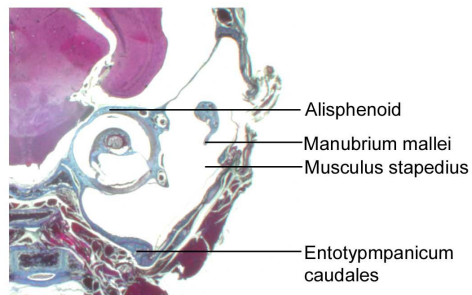
Macroscelides proboscideus Nr. 3, Ausschnitte einer Serie von Transversalschnitten der rechten Ohrregion beginnend auf Höhe des Austritts des Ganglion geniculi (N. VII) aus dem Cerebrum; Abstände der Schnitte: a-b = 30 µm; b - c, c - d = 40 µm; d - e, e - f = 50 µm



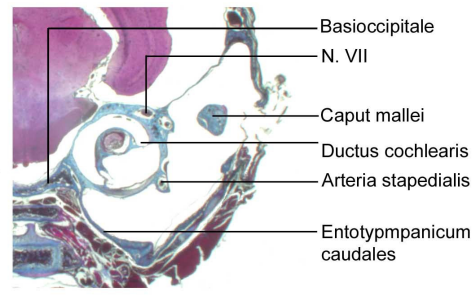
a) 120a-1-2



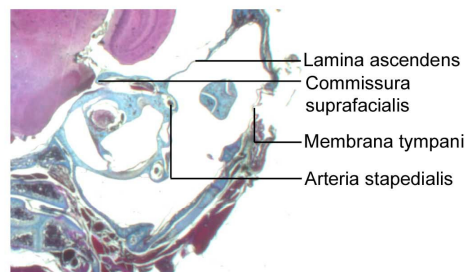
b) 121a-1-2



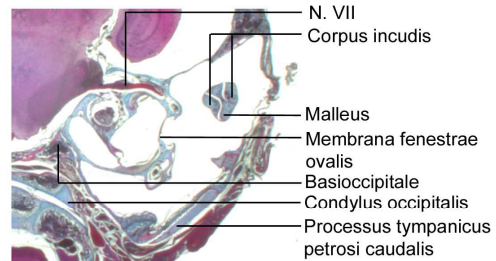
c) 122a-1-2



d) 123a-1-2



e) 124a-1-3

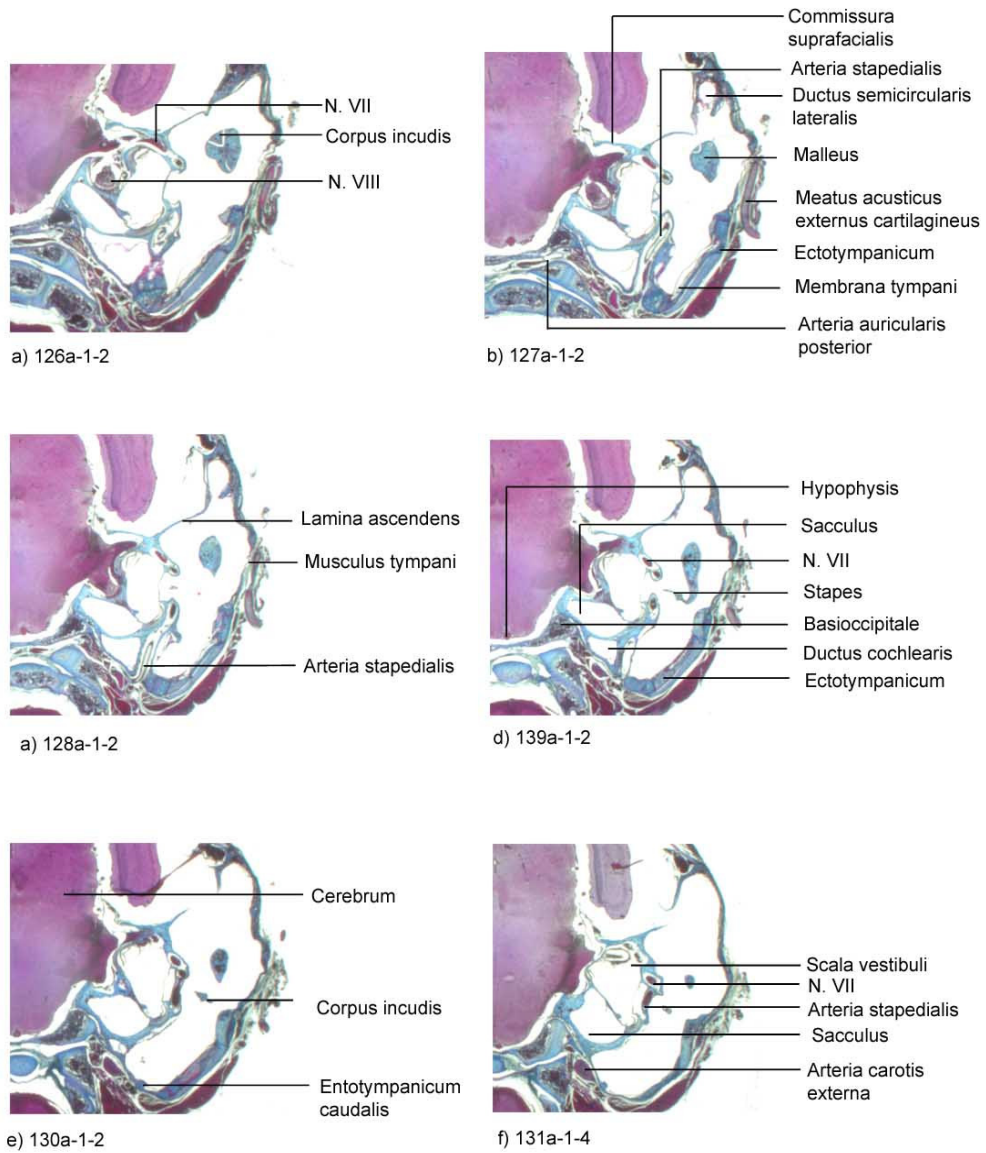


f) 125a-1-4

5 mm

Abb. 36:

Macroscelides proboscideus Nr. 3; Ausschnitte einer Serie von Transversalschnitten am caudalen Abschluss der Pars cochlearis der Capsula auditiva (ca); Abstand zwischen den Schnitten: a-e jeweils 40 µm; e-f 60 µm



Eigenständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation mit dem Thema „Craniogenetische Untersuchungen an Macroscelidea (Butler, 1956) (Mammalia: Afrotheria) unter Einbeziehung einer computergestützten 3D-Rekonstruktion“ selbstständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe angefertigt habe. Es wurden von mir ausschließlich die von mir angegebenen Quellen und Hilfen in Anspruch genommen.

Eine Promotionsarbeit über dieses Thema liegt noch nicht vor.

Berlin, 2011

Jan Ihlau